P. L. 265
2e exemplaire

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE
Série A, Zoologie
TOME XLVI
FASCICULE 3 et dernier

Colette JEANSON

ESSAI DE PÉDOZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE : MORPHOLOGIE D'UN SOL ARTIFICIEL STRUCTURÉ PAR LES LOMBRICIDES

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)
1968

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE
Sèrie A, Zoologie
TOME XLVI
FASCICULE 3 et dernier

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V°)
—
1968

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ANALYSE SOMMAIRE

Etude morphologique et micromorphologique de milieux contrôlés réalisés dans la terre d'un horizon B d'un sol de limon à divers pH, enrichie à certains niveaux en luzerne, paille et calcaire où sont élevés *A. icterica* et *L. terrestris*. L'influence du milieu sur l'activité des lombrics et l'influence de cette activité sur la macro et la micromorphologie du sol expérimental sont évaluées quantitativement. Les conséquences des modifications morphologiques sur certaines propriétés physiques (porosité, structure, stabilité structurale) et chimiques (évolution de la matière organique C/N, migration des substances humiques, de l'argile, du calcaire, du fer et de la silice) du milieu sont mises en évidence.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. N. TUR.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Zoologie Tome XLVI, fasc. 3 et dernier

ESSAI DE PÉDOZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE : MORPHOLOGIE D'UN SOL ARTIFICIEL STRUCTURÉ PAR LES LOMBRICIDES

par

Colette JEANSON

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS 215

INTRODUCTION GÉNÉRALE 217

PREMIÈRE PARTIE. — PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

Chapitre I. — Réalisation d'un sol artificiel 222
Chapitre II. — Dissection des microprofils 245

DEUXIÈME PARTIE. — MÉTHODES D'ÉTUDE DE LA MORPHOLOGIE

Chapitre III. — Macromorphologie 248
Chapitre IV. — Micromorphologie 253
Chapitre V. — Méthodes complémentaires 263

TROISIÈME PARTIE. — MORPHOLOGIE EXPÉRIMENTALE

VARIATION DES CONDITIONS BIOCHIMIQUES

Chapitre VI. — Milieux sans matière organique 271
Chapitre VII. — Milieux avec luzerne 279
Chapitre VIII. — Milieux avec luzerne et calcaire 297
Chapitre IX. — Milieux avec paille de blé et sans azote 321

VARIATION DES CONDITIONS PHYSICOCHIMIQUES

Chapitre X. — Milieux à divers pH 328

CONCLUSIONS GÉNÉRALES 343

RÉSUMÉ 346

BIBLIOGRAPHIE 347

PHOTOGRAPHIES ..... Pl. I à XVI

TABLE DES MATIÈRES 353

BIBL. DU MUSEUM D'HIST.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

AVANT-PROPOS

Avant d'exposer les résultats de ce travail, je tiens à remercier toutes les personnes qui en ont permis la réalisation.

M. le Professeur GRASSÉ, membre de l'Académie des Sciences, a bien voulu accepter de présider le jury de cette thèse après avoir présenté ma candidature au C.N.R.S. et suivi ce travail.

M. le Professeur HÉNIN m'a accueillie au Laboratoire des Sols du Centre National de la Recherche Agronomique. Il m'a initiée à la « Pédologie expérimentale » dont il est le créateur, a orienté dans ce sens mes recherches et m'a conseillée pour les interprétations agronomiques et pédologiques.

M. le Professeur DELAMARE DEBOUTTEVILLE, rapporteur de cette thèse, a bien voulu me faire profiter de ses critiques et de ses conseils, au cours de ces années

M. le Professeur LUCAS a accepté de faire partie du jury.

M. TURC, Maître de Recherches à l'I.N.R.A., m'a initiée à de nombreuses techniques, m'a fait profiter de sa compétence et de ses connaissances sur la délicate question des matières organiques du sol; qu'il soit très sincèrement remercié des longs moments dérobés à son emploi du temps qu'il a consacré à critiquer mes résultats et à m'aider efficacement.

Que tous les autres membres de l'équipe du Laboratoire des Sols et plus particulièrement MM. BETREMIEUX. BASTISSE, GRAS, FEODOROFF, MONNIER, PENRO, que ceux des Laboratoires de Faunistique MM. d'AGUILAR et BESSARD, de Microbiologie du sol, MM. BLACHÈRE et FERRY, que Mlles DUPLAIX et TETRY, M. BOYER du C.N.R.S., et M. CAPITAN du B.R.G.M., trouvent ici l'expression de mon amicale reconnaissance.

M. JONGERIUS, directeur du service de Micropédologie de l'Institut de Cartographie des Sols des Pays-Bas m'a initié à une technique, alors inédite, de fabrication de lames minces de sols de grandes dimensions, m'a fait découvrir pratiquement la Micromorphologie et m'a ainsi permis de l'Introduire en France, dès 1961.

M. le Professeur GONZALEZ, doyen de la Faculté des Sciences de Séville a facilité mon stage au Centre de Edafologia y Biologia aplicada del Cuarto; M. PANÈQUE, directeur du Laboratoire de Micromorphologie de ce centre, m'a guidée dans les interprétations des microstructures.

Les micromorphologistes : M. SLAGER de Wageningen (P.-B.), Mlle GEYGER du service du Professeur KUBIENA de Reinbeck (R.F.A.), M. BORCHERT de Giesen, m'ont aidée dans la fabrication des lames minces et des sections polies.

Les agronomes MM. DOEKSEN, de Wageningen, et SLATER de Bettsville (U.S.A.), sont remerciés pour l'abondante documentation qu'ils ont mise à ma disposition, lors de mon séjour dans leur institut.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La morphologie du sol résulte de phénomènes complexes appartenant aux domaines de la lithosphère, de l'hydrosphère, de l'atmosphère et de la biosphère. L'un des buts de la pédologie est de les mettre en évidence et d'en étudier la genèse. La morphologie des sols sert de base à leur description et à leur classification depuis le XIX[e] siècle. DOKUCHAEV (1883) considère déjà le sol comme une formation naturelle dont l'évolution est soumise à cinq facteurs : le climat, la roche mère, la topographie, la flore et la faune, l'âge du sol (1). Le facteur faune

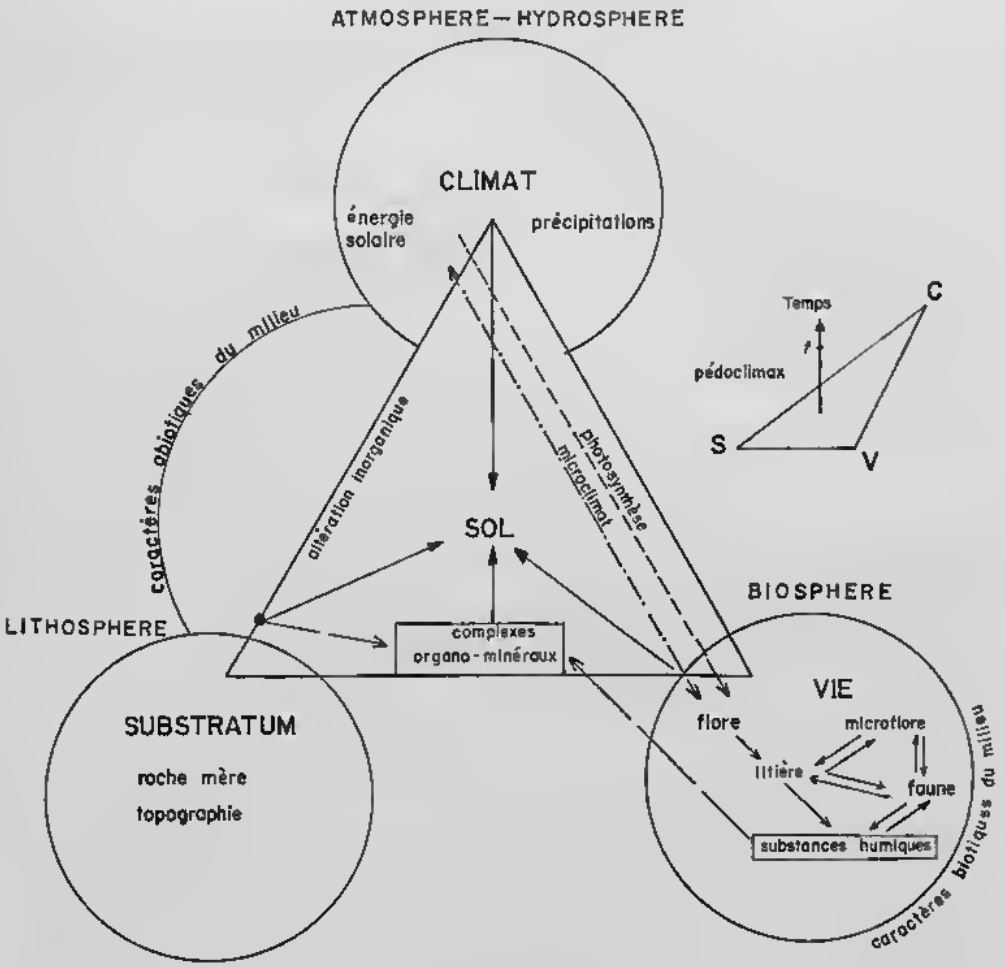


FIG. 1. — Diagramme de la formation d'un sol évoluant vers un pédoclimax ou maturité (t).

semble, malgré cette analyse, avoir été ensuite oublié et son influence sur la morphologie du sol ignorée, comme le montrent les premiers traités de pédologie.

Depuis une trentaine d'années, l'étude de la morphologie du sol est abordée de « l'intérieur » à l'échelle microscopique (KUBIENA, 1931, 1938) et ses relations avec la faune sont mises en évidence. Parallèlement, de nombreux inventaires faunistiques tentent d'évaluer quantitativement les diverses espèces animales et quelques études chimiques essaient de mesurer leur action fertilisante. Ces

(1) Cette conception peut être schématisée par un diagramme (fig. 1) commentée chapitre I, G.

Source : MNHN, Paris

études sur le sol en place restent toutefois descriptives et qualitatives et saisissent une morphologie à un instant déterminé de son évolution, sans pouvoir en retracer les étapes successives; car toutes ces disciplines abordent l'étude du sol par la méthode classique des Sciences naturelles basée sur des faits d'observation.

A. — MÉTHODE D'ÉTUDE

Cependant, depuis une vingtaine d'années, la Pédologie est devenue expérimentale (Betremieux et Hénin, 1948) en recréant en laboratoire des modèles du milieu naturel pour l'étude de phénomènes physico-chimiques (voir *Experimental Pedology*, Hallworth, édit., 1965). Les modèles sont soumis à une série de facteurs; les résultats expérimentaux permettent alors de préciser le rôle de chacun d'eux dans le phénomène considéré.

Ce mémoire de « Pédozoologie expérimentale » (1) étudie l'action de la faune introduite dans un sol artificiel soumis à un jeu de facteurs contrôlés et brosse le tableau de l'évolution qu'elle détermine. Ce travail apporte *trois éléments originaux* à *la Pédologie expérimentale classique :*

1° un facteur supplémentaire est introduit dans le modèle, la *faune;*

2° la morphologie du *modèle* est évaluée en fonction du temps, de la nature du milieu et de l'espèce animale;

3° la *micromorphologie* du modèle en fin d'expérience est étudiée qualitativement et quantitativement sur des lames minces de grandes dimensions (15 cm × 8 cm × 10 µ).

Sous l'angle biologique, cette étude apporte une contribution expérimentale à deux problèmes d'ordre écologique et pédozoologique :

1. **l'action du milieu sur l'animal.** — La colonisation de divers milieux artificiels par deux espèces de Lombricides, la progression de leur activité et leur comportement dans des conditions déterminées, sont envisagées.

2. **l'action de l'animal sur le milieu.** — Les modifications de la morphologie et de la micromorphologie du milieu initial dues aux Lombricides sont étudiées en relation avec les variations de certaines propriétés agronomiques (structure, porosité, humification).

Cette étude étant située dans son ensemble, voyons comment diverses disciplines ont abordé jusqu'ici les problèmes des relations du sol et de la faune.

B. — RELATIONS SOL-FAUNE

L'association internationale de la science du sol, lors de son 6e congrès à Paris, en 1956, a créé dans son comité de Biologie du sol une section de Zoologie. La Pédologie prend ainsi de plus en plus en considération le facteur faune. De récents traités lui consacrent maintenant d'ailleurs quelques pages (Duchaufour, 1965). Cette nouvelle optique est vraisemblablement due à l'importance des inventaires des espèces animales (Faunistique) dressés en fonction des biotopes (Biocénotique) et de la mise en évidence des relations entre le milieu et les populations (Ecologie) :

Berlese 1905, Bornebusch 1930, Traoarnh 1932, Strebel 1932, Jacot 1936, Forsjlund 1943, Kubiena 1938, 1943, Agrell 1941, Franz 1942, Kühnelt 1950, Ghilarov 1947, Gisin 1949, Delamare Debouttéville 1950).

Actuellement les chercheurs en Biologie du sol sont de plus en plus nombreux, ils sont groupés en cinq principales écoles : Delamare en France, Satchell et Murphy en Angleterre, Ghilarov en U.R.S.S., Franz et Kühnelt en Autriche, Graff en Allemagne; leurs travaux sont publiés dans des revues spéciallsées

(1) Jeanson 1961.

Source : MNHN, Paris

comme la « *Revue d'écologie et de biologie du sol* », « *Pedobiologia* » ou à l'occasion de colloques internationaux :

Soit Zoology, KEVAN (Nottingham, 1955) - *Progress in soil zoology,* MURPHY (Rothamsted, 1962) - *Soils organisms,* DOEKSEN et VAN DER DRIFT, édit. (Oosterbeek, 1962) - *Progress in soil biology,* GRAFF et SATCHELL (Braunschweig et Amsterdam, 1967). Un récent bulletin de l'U.N.E.S.C.O. (Biologie du sol) tente d'informer sur le plan mondial les spécialistes.

Si les données concernant les populations animales du sol sont à présent nombreuses, l'action de la faune sur le sol (*Pédozoologie*) est moins bien connue. Certains écologistes ont établi des schémas théoriques de la circulation de l'énergie et de la transformation de la matière dans le sol (MACFADYEN 1948, MALDAGUE 1959). Mais les faits mettant en évidence l'influence des divers groupes fauniques sur les propriétés du sol en place comportent encore d'importantes lacunes et sont parfois contradictoires. Les essais de synthèse (NEF 1957, BACHELIER 1963) montrent que l'action de la faune sur le sol peut être entre autre : physique, par la fragmentation des débris végétaux et les modifications d'aération et de drainage; chimique, par les concentrations en éléments fertilisants; biochimique, par les transformations enzymatiques de la matière organique; microbiologique, par l'ensemencement et l'accélération des attaques microbiennes qu'elle provoque.

C. — ACTION DES LOMBRICIDES SUR LE SOL

Le groupe des Lombricides est celui dont l'action sur le sol est la plus étudiée. Il a, par son intense activité, frappé de nombreux observateurs. HOFFMEISTER (1845), HENSEN (1877), DARWIN (1840, 1881) décrivent déjà d'importantes remontées de turricules, que SATCHELL (1958) estime à 0,5 à 100 tonnes/hectare/an, selon la pluviométrie, et des galeries jusqu'à 3 m de profondeur (bien en dessous de la profondeur atteinte par les instruments aratoires). De plus récents travaux confirment ces observations et montrent que le poids global des Lombricides (d'après divers auteurs cités par BACHELIER 1963) atteint 60 à 70 % de toute la faune du sol, soit 1,2 tonne/hectare. Depuis une trentaine d'années, l'action des Lombricides sur les sols agricoles et forestiers est précisée de plusieurs points de vue :

1. L'action fertilisante des turricules : RUSSEL 1910, DRIEDAX 1931, HOPP et SLATER 1948 et 1949, WATERS 1951, JOSHI et KELKAR 1952, UHLEN 1953, NIELSON 1953, WATERS 1955, KOLLMANNGPERGER 1956, SCHULZ 1958, BUNTLEY et PAPENDICK 1960, HOEKSEMA et JONGERIUS 1956, RAW 1961.

C'est la conséquence de leur texture pour NYE 1955, de leur stabilité pour GURIANOVA 1940, DAWSON 1947, PONOMAREVA 1950, 1953, DAY 1950, BAKUTIN et POLSKY 1950, RUSCHMANN 1953, BEUTELSPACHER 1955, GUILD 1955, de leur pH pour SATCHELL 1958, de leur teneur en microorganismes et en « humus » pour HEYMONS 1923, DAWSON 1947, SWABY 1949, ANSTETT 1951, DAY 1950, RUSCHMANN 1953, HUTCHINSON 1956, SCHUTZ et FELBER 1956.

2. Les propriétés d'aération et de drainage des réseaux de galeries : HOPP et SLATER 1948, 1949, GUILD 1955, KOLLMANNSPERGER 1956.

Toutes ces études ont été faites dans le milieu naturel, certaines seront comparées plus loin aux résultats expérimentaux ici présentés. Les divers travaux ainsi réalisés ont un caractère statique car les mesures sont faites à un instant déterminé dans un milieu en évolution constante. Elles ne permettent pas de retracer les étapes initiales de la formation de ce milieu, le sol n'ayant pas conservé les traces de ses stades d'évolution et encore moins des facteurs qui les ont favorisés.

Quelques études expérimentales ont, cependant, déjà mis en évidence un des aspects de l'action des Lombricides sur le sol. Des élevages en caisses et en pots ont montré leur influence sur la fertilité : MEYER 1943, JOSHI et KELKAR 1952, UHLEN 1953, NIELSON 1953, SPANNAGEL 1954, ZICSI 1954, JEFFERSON 1955, KOLLMANNSPERGER 1956, SCHUTZ 1958, BARLEY et JENNINGS 1959 et sur les propriétés microbiologiques du sol : SWABY 1953. D'autres auteurs (JAMES et HARMON 1961) ont moulé des réseaux de galeries au latex mais sans en suivre quantitativement l'évolution en fonction de la nature du milieu comme le fait le présent travail.

Source : MNHN, Paris

D. — PLAN GÉNÉRAL

Le Plan général de cette étude est le suivant :

1° la première partie décrit le *protocole expérimental* de la mise en place des milieux artificiels et les compare aux milieux naturels.

2° la seconde expose les *méthodes* et les *techniques* mises au point pour l'étude des variations de la morphologie des modèles et de leurs conséquences sur certaines propriétés du sol;

3° la troisième partie compare l'*évolution de la morphologie* macroscopique et microcospique de cinq séries de milieux en fonction de deux espèces de Lombricides, de la nature du milieu et du temps et met en évidence les conséquences agronomiques de cette évolution.

Dans la conclusion, nous envisagerons les applications possibles de la Pédozoologie expérimentale et les compléments d'information qu'elle peut apporter à l'étude du milieu naturel, considérée sous les angles écologique, pédologique et agronomique. L'intérêt de cette nouvelle orientation interdisciplinaire apparaîtra à la lumière des quelques exemples choisis.

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

Pour bien définir le modèle expérimental, il est nécessaire d'en préciser les divers éléments. Cette première partie rappellera les principes de la méthode en pédologie expérimentale et son adaptation à la pédozoologie.

Les dispositifs expérimentaux ayant permis de réaliser un sol artificiel et de le maintenir au laboratoire dans des conditions contrôlées seront décrits.

Les paramètres du milieu ainsi créé seront analysés et comparés aux facteurs climatiques, pédologiques et zoologiques du milieu naturel.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE PREMIER

RÉALISATION O'UN SOL ARTIFICIEL

A. — PRINCIPES DE LA MÉTHODE EXPÉRIMENTALE

Le milieu artificiel réalisé se rapproche le plus possible du milieu naturel, en particulier de certains sols agricoles des régions tempérées par : l'humidité, la température, la nature du sol, la matière organique et les espèces animales mises en élevage.

Le modèle expérimental est, néanmoins, simplifié par rapport au sol en place; en effet, il n'est matériellement pas possible de faire varier tous les facteurs auxquels le milieu naturel est soumis. Il y a lieu de distinguer :

1. les facteurs fixes : temps, nature de la terre, pH, éclairement, température (une série d'essais);

2. les facteurs variables dans des limites déterminées : l'humidité, la température (quatre séries d'essais);

3. les facteurs variables selon l'évolution du milieu : la matière organique introduite transformée par l'activité animale. La méthode consiste donc à élever des Lombricides dans un milieu artificiel et contrôlé.

Le constituant de base est une terre qui a, au départ de l'expérience, une nature et un aspect bien déterminé. De la sorte, toutes les modifications morphologiques, physiques ou chimiques dues à l'activité biologique pourront y être enregistrées. Les transformations morphologiques provoquées par les animaux sont évaluées en cours d'élevage en surface et à la périphérie. Elles sont un indice de leur activité et de leur action sur le milieu. En fin d'expérience, les modifications micromorphologiques et chimiques sont mesurées à l' « intérieur » des échantillons. Les résultats obtenus permettront une critique constructive des données du milieu naturel.

B. — DISPOSITIFS EXPÉRIMENTAUX

Les récipients (fig. 2 à 5, phot. 1 et 2) destinés à recevoir les sols artificiels sont transparents. Ceci facilite l'observation directe du comportement, de l'activité des animaux et de leur action sur le milieu. Ce sont soit des tubes, soit des

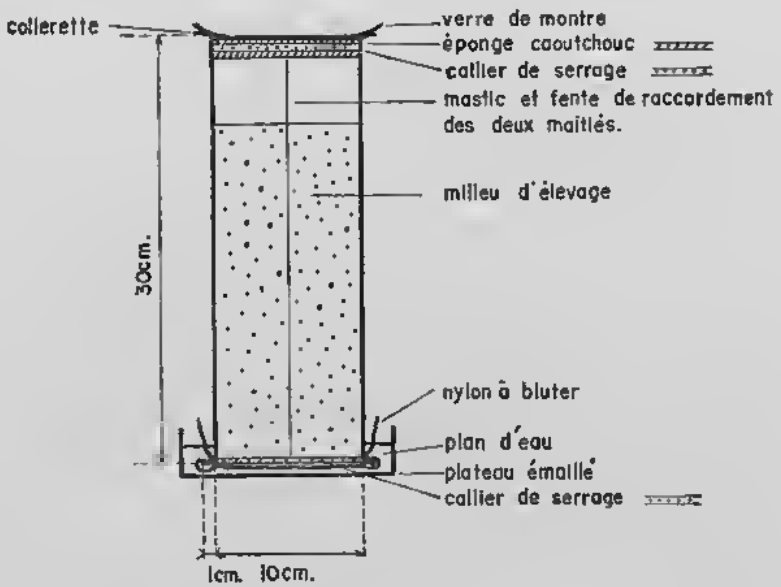


FIG. 2. — Tube en verre.

Source : MNHN, Paris

cuves en verre ou en matière plastique qui reposent sur des cuvettes contenant de l'eau. Les expériences réalisées dans les tubes de verre portent sur un volume de terre plus important que celles des cuves et se rapprochent mieux des conditions du milieu naturel. Elles offrent, en outre, l'avantage de fournir des échantillons plus abondants pour faire les analyses. Dans les cuves, le facteur expérimenté se manifeste plus rapidement, mais « l'effet de paroi » étant beaucoup plus important, la comparaison avec ce qui se passe dans le milieu naturel est plus difficile à faire. La plupart des expériences sont, pour ces raisons, réalisées dans des tubes, les cuves n'étant utilisées qu'accessoirement.

1. **Tubes.** — 125 essais sur 150 ont été réalisés dans des *tubes de verre* (fig. 2) de 30 cm de hauteur et de 10 cm de diamètre. Ils sont en pyrex de 3 mm d'épaisseur, sciés en deux longitudinalement pour faciliter le démoulage. Leurs rebords sont recourbés en collerette pour permettre l'obturation des extrémités. La base des tubes est fermée par une toile de nylon à bluter à mailles très fines, retenue par un collier de serrage. L'extrémité supérieure est recouverte d'une éponge en caoutchouc. Les deux moitiés du tube sont collées l'une contre l'autre avec un mastic pour recevoir le milieu d'élevage (1,5 à 2 kg) sur les deux

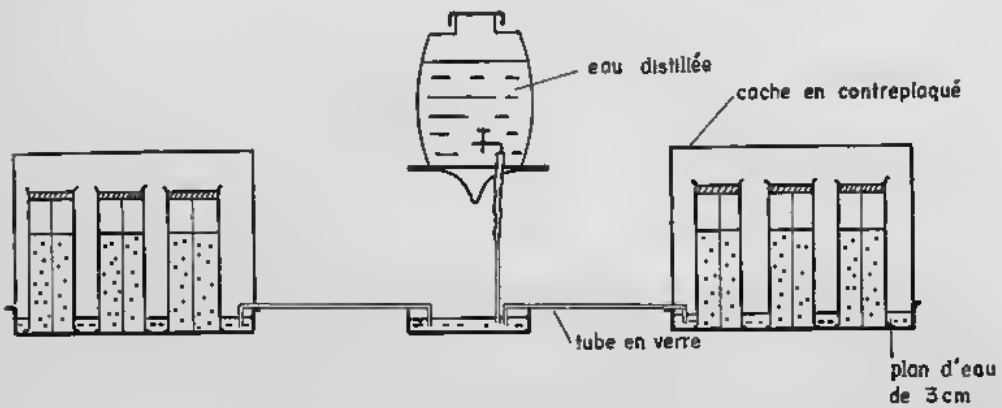


FIG. 3. — Humidification continue.

tiers de leur hauteur environ. Les tubes reposent dans les plateaux émaillés contenant un plan d'eau constant de 3 cm. Ils sont placés à l'obscurité sous les caissettes en contre-plaqué.

Les *tubes en rhodoïd* (diamètre 9 cm, hauteur 100 cm) sont obtenus à partir de plaques de 8/10 de mm roulées et collées à l'acétone; en fin d'expérience le démoulage est très rapide par simple découpage. Utilisés pour les premiers essais, ils ont dû être abandonnés par suite de la toxicité de la matière plastique. Des produits solubles, non déterminés, détruisent les animaux mis en élevage (JEANSON 1958).

Des *tubes de plexiglas* de grandes dimensions, 100 cm de hauteur, 10 cm de diamètre, ne présentent pas la nocivité des précédents. Ils ont dû également être délaissés car, sur cette hauteur, le milieu d'élevage s'humidifie difficilement par ascension capillaire. De plus, les 12 kg de terre nécessaires au remplissage du tube représentent un travail de préparation important (séchage et tamisage manuels) qui limite la reproduction des essais. Le plastique présente, en outre, l'inconvénient de ne pas supporter la température de séchage des échantillons en fin d'élevage : 75°.

2. **Cuves.** — Les milieux d'élevage sont installés soit entre deux plaques de verre ou de plexiglas, soit dans des récipients parallélépipédiques en verre. Ces deux modèles de cuves ont servi à une dizaine d'essais seulement. Les *plaques de verre* ordinaire (double) de 25 cm × 25 cm × 0,3 sont jointives de part et d'autre de baguettes de plexiglas d'un cm d'épaisseur et de 2 cm de largeur, placées sur leur périmètre. Elles sont maintenues sur deux côtés, par deux morceaux de tube en caoutchouc de 25 cm fendu longitudinalement (fig. 4). Les interstices entre les plaques suffisent à laisser passer l'eau pour humidifier le milieu (photo 1 et 2).

Source : MNHN, Paris

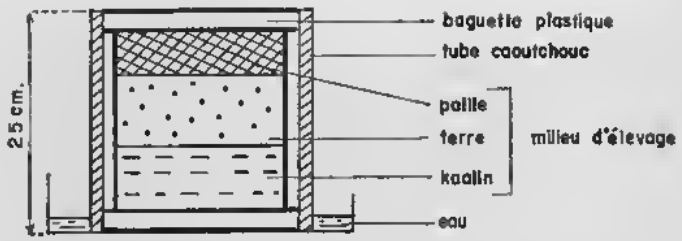


FIG. 4. — Cuve en verre (voir photos 1 et 2).

Le second dispositif à plaques (fig. 5) a 1 m² de surface. Il est formé de deux *plaques de plexiglas* (1) de 100 cm × 100 cm × 0,5 cm séparées sur leur périmètre par des baguettes de même matière de 1 cm d'épaisseur, de 2 cm de largeur. Les plaques et les baguettes sont maintenues jointives par des vis inoxydables. Des compartiments intérieurs peuvent éventuellement faciliter les essais comparatifs.

Le troisième type de récipient est un *aquarium parallélépipédique* à arêtes métalliques et vitres collées au mastic. L'arrosage se fait, dans ce cas,

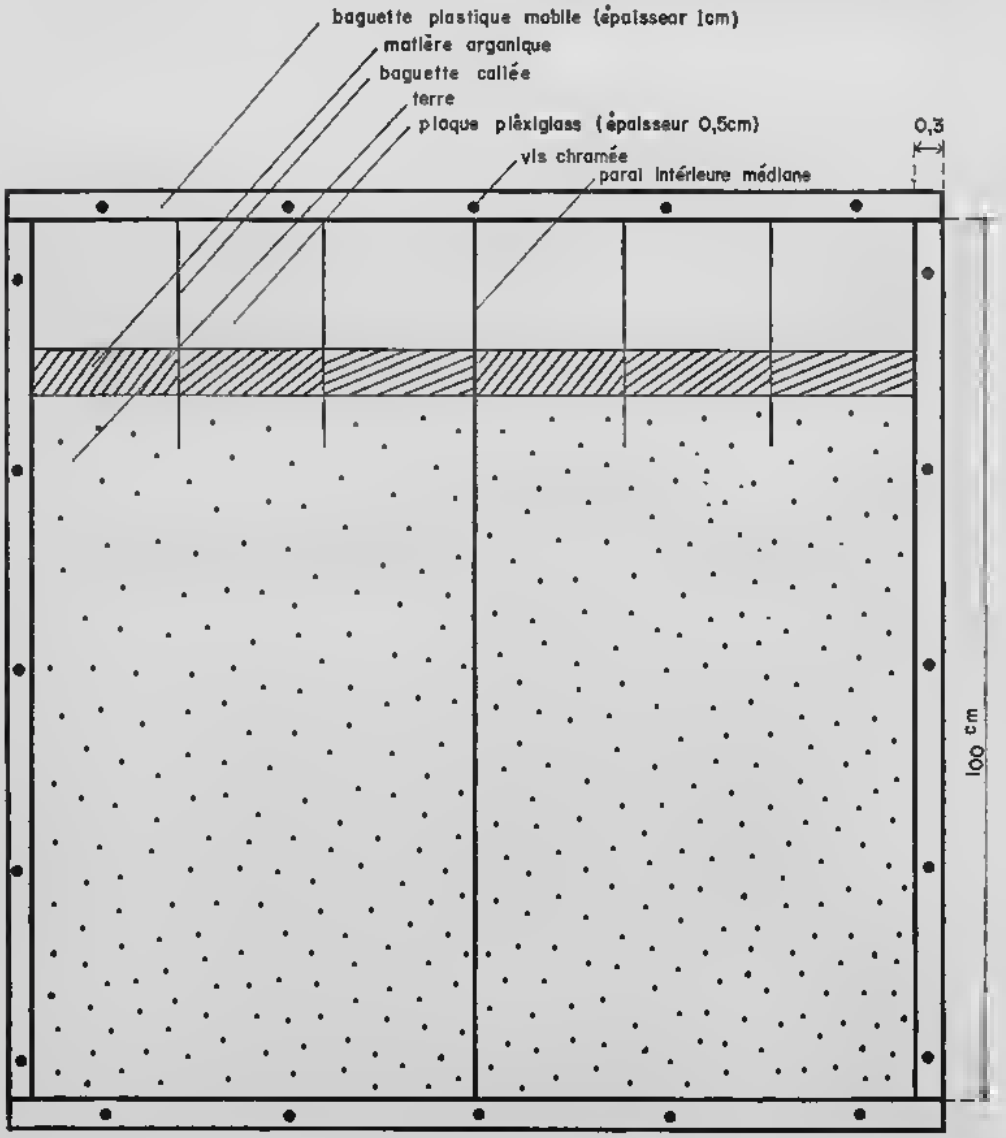


FIG. 5. — Cuve en plexiglass.

(1) DOKSEN 1960, utilise des cellules 10 cm × 10 cm pour les études de physiologie.

Source : MNHN, Paris

par aspersion de la surface. L'importance de la masse de terre employée empêche de suivre l'évolution interne. Ce dispositif peut être employé pour mettre en réserve les animaux ou étudier l'effet global des Lombricides sur le sol expérimenté (fig. 21).

Les dispositifs décrits diffèrent de ceux signalés dans la littérature. En effet, pour mettre en réserve des Lombricides en vue d'études physiologiques, AVEL (1929) utilise de grands pots à fleurs. Pour des essais agronomiques d'humidification, MEYER (1943) emploie des caisses en bois et BARLEY et JENNING (1959) des pots métalliques cylindriques.

C. — FACTEURS PÉDOLOGIQUES

1. Le type de terre :

a) ETUDE PHYSIQUE ET CHIMIQUE. Le matériau essentiel du milieu d'élevage est formé par de la terre de l'horizon d'accumulation (horizon B) d'un sol de limon de plateau, légèrement lessivé, sur loess (Versailles). Ces sols, fréquents dans cette région, sont utilisés souvent comme sols agricoles. Le support du milieu artificiel est donc une terre du milieu naturel. Ses caractéristiques sont résumées au tableau I. Au point de vue minéralogique, ses argiles sont du type illite avec des traces de kaolinite (analyse aux rayons X, PERRO 1966, communication orale), ses sables sont essentiellement formés de quartz.

L'horizon B est choisi comme matériau de base des essais pédozoologiques pour trois raisons :

1° c'est une terre utilisée dans un laboratoire du C.N.R.A. depuis 1930 (BETREMIEUX 1951);

2° l'horizon B est une terre pauvre en matières organiques, 7 ‰ de la terre sèche. Elle enregistrera de cette manière même les très faibles augmentations que pourra provoquer l'action des vers;

3° cette terre a servi, en outre, au remplissage de cases lysimétriques. Ce sont de grands bacs en ciment remplis d'horizon B et exposé aux conditions climatiques de Versailles pour l'étude des phénomènes de lessivage sous l'action de la pluie (BASTISSE 1951). Colonisées par les vers, ces cases seront un point de comparaison du milieu naturel avec le milieu artificiel évoluant au laboratoire. Plusieurs mètres cubes de terre d'horizon B bien homogénéisée sont ici disponibles et facilement accessibles. A raison de 2 à 3 kg par essai, une réserve de 400 kg de terre a été utilisée pour ce travail.

TABLEAU I

HORIZON B D'UN SOL DE LIMON (Versailles)
Résultats présentés en ‰ de terre sèche (1)

Analyse physique		*Analyse chimique*	
Sable grossier > 200 µ	8	CaO des carbonates	3,36
Sable fin 200 à 20 µ	559	Bases sous forme échangeable	
Limon 20 à 2 µ	160	CaO	4,9
Argile < 2 µ	247	MgO	0,35
Calcaire	6	K_2O	0,13
Matière organique	7	P_2O_5 assimilable	0,07
Colloïde humique	2	N_2O_5 du N total	1,89
pH	7	Carbone total (méth. Anne)	3,00

b) PRÉPARATION DE LA TERRE. La terre est séchée à l'air en petites mottes, brassée puis tamisée au tamis de maille 2 mm avant qu'elle ne soit complètement sèche. Le tamisage, peut être ainsi aidé par la pression au doigt, ce qui a l'avantage de ne pas détruire la disposition des agrégats terreux (échelle millimétrique) dans les mottes (échelle centrimétrique) (chap. IV, B), de plus le rendement du tamisage est doublé. La terre est encore homogénéisée après tamisage.

(1) BASTISSE 1951.

Source : MNHN, Paris

La taille des particules de terre conditionne l'homogénéité du milieu, son humidification, son humidité (tableau 2) et son aération. Une colonne de terre formée de mottes comprises entre 5 mm et 2 mm s'humidifiera moins bien à partir d'un plan d'eau situé à la base, qu'une colonne formée de mottes et de terre en poudre. En effet, la terre fine colmate en partie les vides entre les mottes et établit ainsi une continuité facilitant l'ascension capillaire de l'eau. La vitesse d'ascension de l'eau est aussi satisfaisante lorsque la terre est formée uniquement de terre tamisée à 2 mm.

TABLEAU 2

HUMIDITÉ D'UNE COLONNE D'HORIZON B D'UN SOL DE LIMON EN FONCTION DE LA TAILLE DES PARTICULES s'humidifiant à partir d'un plan d'eau de 3 cm situé à la base (exprimée en %)

Préparation de l'horizon B mélange de :	1/2 tamisé à 5 mm 1/2 tamisé à 2 mm	3/4 tamisé à 5 cm 1/4 poudre	tamisé à 2 mm
Hauteur en cm :			
70-80	3,6 (*)	23,7	
60-70	17,8	23,7	
50-60	20,9	—	
40-50	22,6	24,1	
30-40	24,8	24,6	
25-30			23,8
20-25	25,3	25,7	25,3
15-20			25,9
10-15	25,5	26,9	26
5-10			26,1
0- 5	25,8	27,5	26,2

(*) 3,6 % correspond à de la terre séchée à l'air, au moment des mesures, l'eau n'avait pas encore atteint 70 cm.

2. Matière organique végétale du milieu d'élevage.

La luzerne et la paille de blé incorporées à la terre de l'horizon B à raison de 1 à 5 % sont des matières organiques employées en agriculture. Elles sont enfouies dans le sol après la récolte sur 15 à 20 cm pour en améliorer les propriétés. Leur utilisation dans les conditions expérimentales en diffère cependant par leur forme, leur proportion et leur profondeur d'enfouissement. Les teneurs utilisées dans les milieux artificiels sont 5 à 50 fois supérieures à celles des sols agricoles pour accentuer l'activité des Lombricides en mettant à leur disposition une source de nourriture abondante. Diverses localisations de la luzerne ou de la paille de blé permettent, en outre, de montrer l'effet de transport des particules dans le profil artificiel et le brassage, réalisés par les vers, des matières minérales avec les matières organiques (photos 1 et 2).

a) LUZERNE. Un foin de deuxième coupe d'une luzerne de deux ans est séché dans un four à fourrage aux infrarouges pour faciliter son broyage; par petites poignées le foin est passé dans un broyeur à couteaux de type Gondard. La farine obtenue est un mélange de farine de tiges et de farine de feuilles.

La composition des tiges de luzerne est différente de celle des feuilles. Elle varie aussi selon la date de la coupe et l'âge de la luzerne. Pour simplifier les manipulations et éviter la séparation manuelle des tiges et des feuilles, la farine est soigneusement homogénéisée par agitation dans de grands bocaux. Sa composition moyenne est donnée au tableau 3.

Cette poudre est introduite dans les élevages soit en surface, soit entre 0 et 10 cm de profondeur, soit entre 10 et 20 cm, dans une proportion de 5 à 25 fois supérieure à celle du milieu naturel. Dans la pratique, la luzerne est enfouie sans être morcelée sur 15 à 20 cm de profondeur, ce qui représente un apport de 2 ‰ pour une récolte de 4 tonnes de matière sèche à l'hectare (parties aériennes et racines).

b) PAILLE DE BLÉ. Séchée à l'air, la paille de blé (tableau 3) de la variété étoile de Choisy est passée au broyeur « Electra ». Le produit obtenu est hétérogène. Les morceaux ont entre 3 cm de longueur et 0,1 mm. Dans le milieu

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 3

ANALYSES DES FARINES DE FOIN DE LUZERNE ET DE PAILLE DE BLÉ EN % DE MATIÈRE SÈCHE

	Luzerne	Blé
Humidité	6,9	9,6
Matières cellulosiques	36,9	38,1
Matières grasses	2,9	1,3
Azote total	2,52	0,54
Matières azotées	15,8	3,4
Matières minérales	10,1	—
Extractif non azoté	34,3	43,4
Calcium	1,87	0,14
Phosphore	0,29	0,15

naturel la vitesse de décomposition est souvent fonction, entre autres, de la taille des débris végétaux. Pour mieux caractériser la paille utilisée, les particules sont classées par pesée, après tamisage mécanique, en catégories.

L'importance pondérale de chaque classe dépend du calibre de la grille du broyeur. Celle-ci est choisie en fonction des besoins expérimentaux pour obtenir deux catégories de particules de paille très distinctes l'une de l'autre (0,2-0,5 mm et 2-5 mm). A raison de 1 à 5 %, elles sont enfouies aux mêmes profondeurs que la luzerne.

Pour favoriser l'activité microbiologique et la décomposition de la paille, on ajoute 7 ‰ d'azote dans certains essais sous forme de So_4 Am. Ceci correspond aux doses utilisées dans le milieu naturel. Mis à part cet apport d'azote, ces conditions expérimentales sont très différentes de celles de la pratique agricole où la paille est très rarement morcelée en fragments. Une récolte de paille de 2 à 3 tonnes à l'hectare incorporée sur 15 cm de profondeur (soit avec 2.000 tonnes de terre pour une densité du sol de 1,3) représente une teneur de 1 à 1,5 ‰, 10 et 50 fois moins que dans les essais.

3. **Préparation du sol artificiel.**

Le but poursuivi est d'obtenir un milieu artificiel homogène ayant des caractéristiques bien définies. Les techniques de préparation transforment le pH de la terre initiale de 7 à 4,2 - 8, sa densité de 1,3 à 1,15 - 1,5, et permettent l'incorporation des matières organiques.

a) pH. L'horizon d'accumulation de notre sol de limon a un pH moyen de 7 (6,8 - 7,2). Pour mettre en évidence l'action du pH sur l'activité des lombrics et, par voie de conséquence, l'action de ces animaux sur la morphologie, la terre est soit acidifiée à pH 4,2, soit alcalinisée à pH 8.

— Acidification. Les mottes sont immergées vingt-quatre heures dans une solution d'acide acétique en excès (9 ml par kilo de terre). Ce chiffre est calculé en tenant compte que l'horizon B contient 30 % d'argile qui fixe 50 milliéquivalents (millième de la masse moléculaire sur la valence) pour 5 g d'argile. Le rapport du volume d'eau utilisée au poids de terre est 1,5. L'essorage se fait avec un entonnoir filtrant (Buchner) branché sur une trompe à vide. Il est assez rapide si la terre n'est pas agitée dans l'eau acidifiée. Sinon, étant donné la forte teneur en argile, le mélange devient presque imperméable. Le séchage au soleil en petites mottes permet l'évaporation de l'acide acétique en excès, le pH obtenu varie entre 4,2 et 4,8. Le tamisage est ensuite identique à celui de la terre non traitée.

— Alcalinisation. 1 % de carbonate de calcium finement pulvérisé est saupoudré sur la terre tamisée au tamis de 2 mm et étendue en couche mince. Le mélange est ensuite pelleté dans tous les sens pour parfaire l'homogénéisation.

b) DENSITÉS. La densité du sol en place est souvent 1,3. Le contrôle de l'état des particules et trois *procédés de remplissage* permettent d'obtenir des densités voisines de celle du milieu naturel.

Source : MNHN, Paris

— Densité du sol artificiel 1,15 par remplissage à sec. Elle est obtenue avec une terre grumeleuse tamisée au tamis de maille de 2 mm, puis versée dans les tubes de verre. Pour éviter le classement des particules, la colonne est animée d'un mouvement giratoire continu, au moment du versement de chaque pelletée de terre. La reproductibilité est satisfaisante.

— Densité du sol artificiel 1,3 par le remplissage sous l'eau. Il consiste à laisser tomber de la terre tamisée à 5 mm dans quelques centimètres d'eau. Alternativement de petites quantités d'eau distillée et de terre sont versées dans le tube. La reproductibilité est ici très satisfaisante.

— Densité du sol artificiel 1,5. Pour obtenir cette forte densité, le dispositif est rempli avec une « bouillie » de terre (60 %) et d'eau (40 %). C'est le seul procédé utilisable lorsque la luzerne est incorporée au milieu d'élevage. Le mélange est alors très homogène. La bouillie est coulée dans le tube et laissée ressuyer 48 heures.

c) Incorporation de la matière organique. La luzerne ou la paille de blé sont d'abord mélangées à sec à la terre. La terre tamisée à 2 mm est étalée en couche mince sur un plateau, la matière organique est saupoudrée par-dessus régulièrement. L'ensemble est homogénéisé à la spatule. Il est ensuite versé par petites pelletées dans une cuvette en alternance avec de l'eau distillée. Une bouillie homogène est obtenue avec 60 % d'eau et 40 % de mélange. Ce mode d'humidification du mélange terre et matière organique nécessite de nombreuses manipulations car, pour avoir une bonne homogénéité, l'incorporation de farine de luzerne ou de paille de blé est faite séparément pour chaque élevage, même en cas de répétition des essais.

D. — FACTEURS CLIMATIQUES

L'humidité, la température, l'éclairement sont des facteurs climatiques importants dans le milieu naturel où ils varient souvent dans de grandes proportions au cours des saisons. Pour contrôler le milieu artificiel et son évolution, il était indispensable, soit de fixer ces facteurs (éclairement, température), soit de déterminer les limites de leurs variations (humidité, température pour 4 séries d'essais).

1. **Humidité.** L'humidité est certainement la donnée climatique la plus importante, celle qui détermine directement l'activité des lombrics (Juberthie et Mestrov 1965, Satchell 1955). En effet, leur hydrotopisme est bien connu (Parker et Parshley 1911), de plus leur corps contient 78 à 83 % d'eau (Durchon et Lafon 1951, Michon 1954) et leur peau absorbe une quantité deau égale à 60 % du poids de leur corps par jour (Wolf 1940), soit deux fois la quantité utilisée par les poissons d'eau douce !

a) L'humidification du milieu se fait : soit avant le remplissage des tubes par le mélange terre, matières organiques, eau, de densité 1,5, soit au moment du remplissage sous l'eau pour les milieux non enrichis, de densité 1,3, soit après le remplissage à sec des tubes par ascension capillaire pour les milieux

TABLEAU 4

Vitesse d'ascension capillaire de l'eau dans un milieu artificiel en fonction de la teneur en matière organique
(terre d'horizon B sol de limon tamisée à 2 mm)

Durée (jours)	Hauteur du plan d'eau (cm)	Hauteur du front d'eau dans les essais (cm)				
		0 %	10 % de farine de luzerne			
		n°s 74	82	83	84	85
14	10,5	—	20,5	21	19,5	18,5
12	7,5	—	20	20	19	18
8	4	—	18	17,5	17	16
2	1,5	30	16	13	14	13
—	1,5	26	0	0	0	0

Source : MNHN, Paris

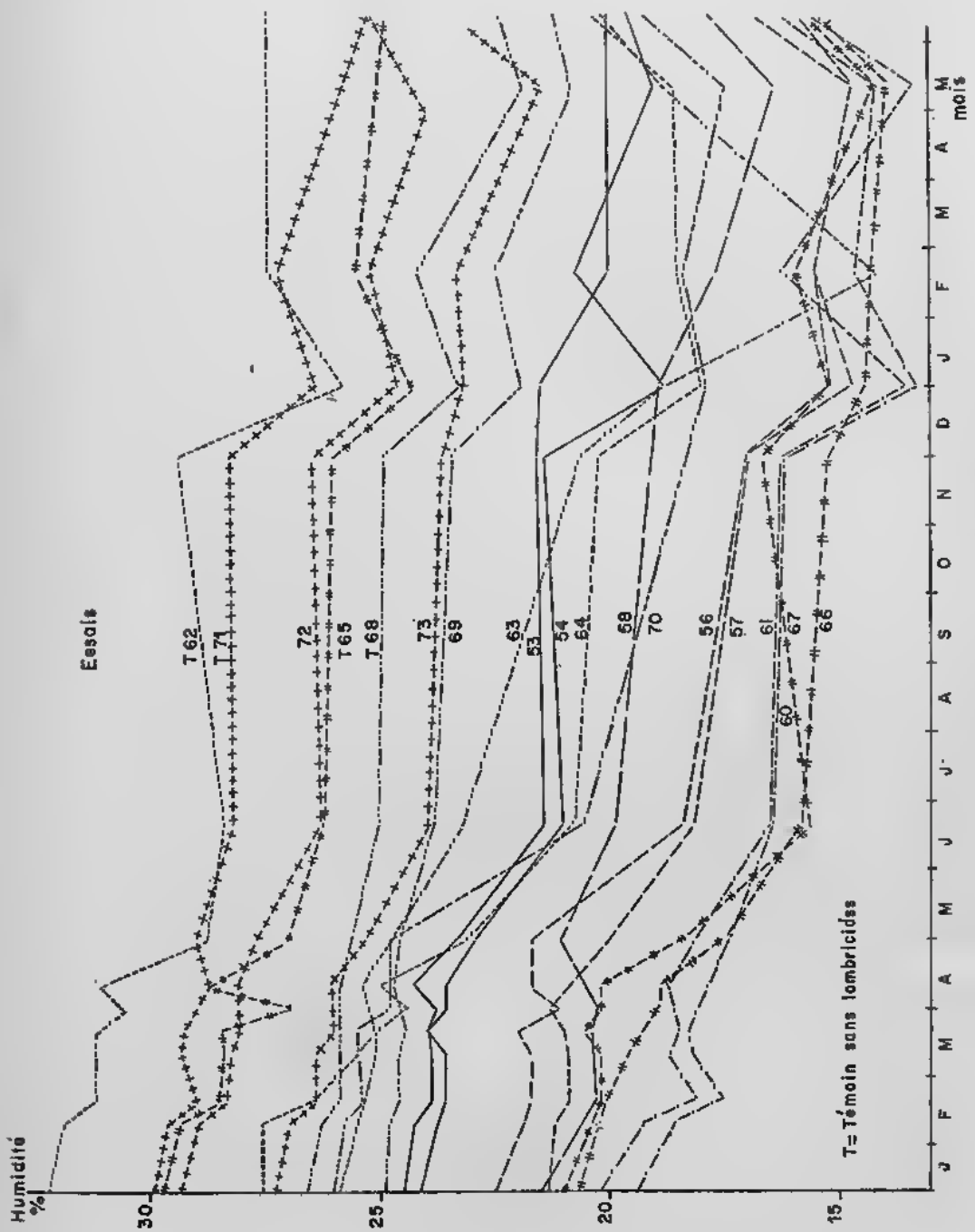


FIG. 6. — Variation de l'humidité des milieux d'élevage.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 5

VARIATION DE L'HUMIDITÉ DE DIVERS MILIEUX D'ÉLEVAGE
(évaluée en p. cent)

Schémas des Milieux	Dates / N° des Essais	2.1	30.1	10.2	29.2	10.3	20.3	30.3	20.4	10.6	20.11	20.12	10.2	30.4	30.5	Pertes p. 100	Ecarts Maxim. p. 100
	54	24,1	23,8	23,6	23,6	23,9	23,6	23,6	22,9	21,0	21,4	18,8	20,7	18,0	19,6	4,6	5,3
	55	24,5	24,3	23,9	23,9	23,9	23,8	24,3	23,3	21,4	21,6	21,5	20,0	19,0	20,1	4,4	5,5
	56	22,5	21,9	21,7	21,7	22,0	21,1	21,7	21,7	18,4	17,0	14,7	15,5	14,7	16,8	5,7	7,8
	57	21,4	21,2	20,9	20,9	21,0	20,3	20,9	20,0	18,2	17,0	15,2	15,4	14,6	15,8	5,5	6,8
	58	21,5	21,1	20,4	20,4	20,4	20,3	21,1	19,9	19,1	18,9	13,6	17,7	16,4	17,7	3,8	7,9
	59	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	60	19,4	18,6	17,6	18,2	18,2	—	19,2	17,4	16,4	16,2	13,3	15,1	14,2	16,2	3,2	6,1
	61	20,2	19,3	18,1	18,7	18,5	—	18,7	18,1	16,5	16,2	13,6	16,2	13,4	15,4	4,8	5,8
	T 62	32,2	31,9	31,2	31,2	31,2	30,6	31,1	29,7	28,4	29,4	25,8	27,4		27,4	4,8	7,4
	63	25,9	25,5	25,4	25,1	25,1	24,4	25	23,1	20,8	20,2	18,0	18,7	18,6	20,2	5,7	7,4
	64	27,6	27,6	26,5	25,5	25,5	24,8	24,8	24,8	20,6	19,9	17,9	18,4	17,5	19,3	8.3	10,1
	T 65	29,8	29,4	28,5	28,4	28,5	27,9	28,7	27,1	26,2	26,0	24,3	25,5		24,8	5	5,5
	66	20,7	20,2	20	19,6		18,9	18,9	17,5	15,7	15,2	14,4	14,3	13,9	15,5	5,2	7,8
	67	21	20,3	20,2	20,2	20,5	20,2	20,2	18,4	15,7	16,6	15,2	15,8	14,2	15,6	5,4	5,8
	T 68	26,6	26,3	25,9	25,9	25,9	25,9	—	25,6	25,0	24,9	23,3	22,4	21,8	22,4	1,2	4,8
	69	25,0	24,8	24,6	24,6	24,4	—	24,8	24,6	23,8	23,4	21,9	24,1	20,8	22,1	2,8	4,1
	70	26,0	25,8	25,4	25,5	25,1	—	25,4	24,8	23,2	20,6	18,8	14,2	18,8	20,2	5,8	9,7
	T 71	29,9	29,6	29	29,3	29,3	—	28,7	29,0	28,2	28,2	26,4	27,2	—	25,1	4,8	4,8
	72	29,4	29,0	28,4	28,3	28,1	—	28,1	27,7	26,2	26,4	24,6	25,0	24,0	25,1	4,2	5,4
	73	27,3	27,0	26,4	26,4	26,0	—	26,0	25,3	23,9	23,7	23,2	23,2	29,5	23,1	4.2	5,8
														MOYENNES		4.7	6,2

T = Témoin sans lombrics , *en blanc* : horizon B; *hachures* : horizon B + 1 % luzerne; *quadrillage* : horizon B + 1 % calcaire.

Source : MNHN, Paris

non enrichis de densité 1,15. Ce dernier mode d'humidification ne convient pas au mélange terre et farine de luzerne (tableau 4) par suite de la mauvaise mouillabilité de la farine qui provoque une rupture de la capillarité. En effet, deux semaines et un plan d'eau de 10,5 cm de hauteur sont nécessaires pour humidifier une colonne de 20,5 cm.

b) L'HUMIDIFICATION DES ÉLEVAGES est réalisée par un plan d'eau de 3 cm maintenu constant à la base des colonnes dans des plateaux en émail par une alimentation continue à partir d'un réservoir (fig. 3). Il suffit pour humidifier les élevages pendant les durées de 1 à 18 mois. Des dispositifs d'humidification plus simples tels que des couvercles d'aluminium (fig. 2) contenant 1 cm d'eau ou des plateaux émaillés contenant 3 cm de sable de Fontainebleau humide ont dû être abandonnés. La réserve d'eau étant insuffisante, le contrôle du plan d'eau nécessitait une surveillance très fréquente.

Un exemple de contrôle de l'humidité. La pesée régulière d'une série d'élevages pendant 18 mois (tableau 5) met en évidence une baisse d'humidité, faible à l'échelle du mois, mais notable à l'échelle de l'année (4,7 %) (fig. 6). L'origine de ce phénomène semble être liée à l'évaporation rapide et à la dessiccation du plan d'eau consécutive au chauffage du laboratoire pendant les mois d'hiver. Cette observation nous a conduit à changer le mode d'humidification des élevages. Les coupelles maintenant un plan d'eau (1 cm) à la base de chaque élevage (fig. 2) sont remplacées par un dispositif qui assure automatiquement le maintien du plan d'eau à 3 cm (fig. 3). Les élevages faits par la suite dans ces conditions n'ont pas présenté de variations d'humidité.

Voici les *conclusions* de ce contrôle d'humidité :

1° les pertes en eau affectent tous les essais et se situent entre 75 et 250 g ce qui représente une baisse d'humidité de l'ordre de 1,2 à 8,3 % selon les essais avec une moyenne de 4,7 sur vingt expériences;

2° l'humidité totale des colonnes de terre mesurée en fin d'élevage se situe entre 15,4 et 25,15 % (moyenne 21,3);

3° les témoins, sans animaux, sont généralement plus humides de 2 à 8 % que les essais identiques avec Lombricides. L'activité des vers et en particulier le creusement des galeries a donc favorisé le drainage et l'aération dans une proportion notable. Ils perdent moins d'eau que les essais contenant des lombrics par suite d'une faible circulation d'air due à l'inexistence de galeries;

4° l'humidité des divers milieux est fonction de leurs constituants et de leur position par rapport au plan d'eau. Les colonnes de terre contenant par exemple 1 % de farine de luzerne sur toute leur hauteur (54 et 55) maintiennent mieux l'humidité que les élevages contenant la farine de luzerne dans une partie seulement : moitié supérieure (56 et 57), moitié inférieure (58 et 59), en surface (60 et 61), leur humidité finale est, en effet, supérieure de 3 à 4%.

5° La variation entre deux essais identiques est faible. Entre les essais 56 et 57 contenant de la matière organique dans leur moitié supérieure, la différence d'humidité n'est que de 0,93 %. Elle est de 0,7 % entre 60 et 61 et de 1,9 % entre 69 et 70. Ce facteur humidité peut, par conséquent, être considéré comme sensiblement fixé à l'intérieur d'une série de milieux semblables ;

6° L'humidité considérée à l'échelle de l'ensemble sans tenir compte des constituants des élevages, par contre, est un facteur qui varie dans la proportion de près de 10 % (entre 15,41 n° 61 et 25,15 n° 72).

S'il est donc possible de contrôler l'humidité, il est, par contre, impossible de la déterminer et de la fixer d'une manière homogène pour tous les milieux artificiels. La nature même des matériaux utilisés est ici le facteur limitatif. A priori, il n'apparaît pas que ces faibles différences (0,7 à 1,9 %) d'humidité, entre les essais *identiques*, agissent sur le comportement des vers en élevage. Les évaluations de leur activité, comme nous le verrons plus loin, sont très voisines.

Le dispositif utilisé et le contrôle de l'humidité en cours d'élevage a permis de satisfaire les exigences biologiques des lombrics en leur fournissant l'eau nécessaire pour l'important transit dont ils sont le siège. Il n'a jamais été observé, au cours des élevages, des indices « quiescence par anhydrobiose » (SHELFORD 1911, MICHON 1954, SAUSSEY 1966). Jamais les vers ne sont entrés en léthargie en se pelotonnant sur eux-mêmes par suite du manque d'eau, comme c'est parfois le cas dans le milieu naturel au cours d'une période sèche pour 80 %

Source : MNHN, Paris

des animaux qui n'ont pu gagner les couches profondes du sol (KOLLMANNSPERGER 1952).

Ce mode d'humidification nous a donné, en outre, l'occasion de faire *une observation* confirmant que les vers sont plus aquatiques que terrestres (ROOTS 1956) : plusieurs *Lumbricus terrestris* échappés des élevages ont réussi à vivre trois semaines immergés dans 8 cm d'eau.

Ceci explique que dans le milieu naturel les vers réussissent à pénétrer dans des masses de terre très humides et sans oxygène. Ils ne peuvent y vivre que si derrière eux la galerie ne se referme pas et s'ils restent ainsi en contact avec l'air extérieur. La survie des vers dans les sols très humides n'est donc pas limitée par l'excès d'eau qui s'y trouve, mais par le manque d'oxygène. La circulation de l'air dans les galeries creusées par les vers dépend surtout de leur persistance au sein de la masse humide. La question de la stabilité des structures construites par les lombrics sera reprise plus loin sur une série d'élevages (chap. VIII).

2. **Température du milieu.** Elle agit sur le comportement, l'activité et le développement des Lombricides (MICHON 1954). Il est d'observation courante de voir au printemps et en automne à la surface des pelouses ou des prairies en particulier, d'abondants rejets, indice de circulation des animaux dans le sol et des remontées de matériaux. Par contre, en hiver et en été, la température paraît défavorable, les lombrics vivent au ralenti dans les couches plus profondes du sol.

Pour étudier expérimentalement la morphologie d'un milieu artificiel structuré par des vers et mettre en évidence le rôle particulier du milieu et celle de l'espèce, il était indispensable de fixer la température des élevages ou d'en limiter les variations.

Quatre cinquièmes des essais, soit 120 expériences, sont réalisées à la température du laboratoire, entre 15 et 22° en hiver et 18 à 25° en été. Les variations de température représentent celles du laboratoire entre le jour et la nuit. Les élevages sont installés loin des sources de chaleur pendant l'hiver et à l'ombre pendant l'été, pour éviter les variations thermiques à l'intérieur de la masse de terre. Une trentaine d'élevages, par contre, se sont déroulés dans une pièce à température constante de 20° avec une précision de réglage de l'ordre du demi-degré. Cette dernière solution, plus satisfaisante, n'a pas pu être adoptée dès le début de cette étude par suite de l'inexistence de moyens.

3. **Eclairement.** Le phototropisme négatif des vers de terre est connu. Analysé expérimentalement par HESS 1924, SEGALL 1933, HOWELL 1939, il est également un fait d'observation courante. Constamment à l'obscurité à l'intérieur du sol, les lombrics ne sortent de leurs galeries que la nuit pour prélever, en surface, des débris végétaux nutritifs ou exceptionnellement en plein jour après les pluies; ils fuient alors les zones asphyxiantes. Pour éviter de perturber le comportement des vers, les élevages sont réalisés à l'obscurité complète. Ces conditions expérimentales sont différentes de celles du milieu naturel où la surface du sol est éclairée pendant la durée du jour pour éviter le développement d'algues.

Ce phénomène pourrait se superposer à une remontée de matières organiques due au brassage réalisé par les vers et les méthodes physique et chimique de caractérisation de la matière organique du sol sont insuffisantes pour en faire la distinction en fin d'élevage.

Les tubes sont, pour les trois quarts, des essais placés sous des caissettes en contre-plaqué, par groupe de six. Un quart des expériences sont faites dans une pièce obscure à température constante. Les colonnes de terre reçoivent, en réalité, un certain éclairement au moment des observations et des mesures d'activité environ 30 minutes par semaine. Il s'agit de lumière du jour, pour les élevages réalisés au laboratoire et mis à l'obscurité sous caissette, et de lumière artificielle pour les essais réalisés dans la pièce à température constante.

E. — FACTEUR ZOOLOGIQUE

La grande variété des espèces de Lombricides dans le milieu naturel rend difficile l'évaluation de l'activité de chacune d'elle et de son action sur la morphologie du sol. Ce groupe compte en France 50 espèces (TETRY 1939) et

Source : MNHN, Paris

10 espèces dans les sols agricoles sur limon (Versailles). Pour tenter de préciser expérimentalement leur rôle pédologique, deux espèces sont choisies, *Lumbricus* terrestris Linné et *Allolobophora icterica Savigny*, pour les raisons suivantes :

1° leur présence dans les sols de limon de Versailles;

2° leur détermination spécifique est simple, basée sur leur morphologie externe, leur dissection est inutile (tel n'est pas le cas de toutes les espèces);

3° les variations spatio-temporelles des populations permettent d'alimenter les élevages toute l'année. Elles sont, en effet, alternativement disponibles près de la surface, *L. terrestris* au printemps et en automne, *A. icterica* en hiver et en été;

4° leur comportement dans le milieu naturel est bien différencié. *L. terrestris* est une espèce à musculature puissante qui travaille de 0 à 1,5 m de profondeur, *A. isterica* est une espèce moyenne qui se déplace dans la couche humifère de 0 à 0,30 cm de la surface du sol.

1. Récolte des Lombricides.

Les méthodes de récolte des lombricides utilisées pour ce travail sont mécanique, chimique et électrique. Elles ont donné des rendements très inégaux et peuvent, du point de vue quantitatif, se classer dans cet ordre décroissant. Ceci va dans le sens des observations de Satchell 1955. Mais, le point de vue qualitatif est plus particulièrement important pour les essais de Pédozoologie expérimentale. Le but recherché est de récolter en abondance des lombrics de même espèce, en bon état physiologique, d'un poids et d'une taille voisins pour pouvoir les mettre en élevage au même moment. Il est, en effet, souvent nécessaire de les sélectionner en fonction de ces critères à partir d'une récolte de plusieurs centaines de vers. L'expérience montre que seule la méthode électrique (*appareil extracteur de vers* Jeanson 1964, Brevet C.N.R.S., décrit ci-dessous) permet une récolte répondant à ces critères.

a) Méthodes mécaniques. L'une d'elles consiste à récolter les vers après retournement du sol à la *bêche* ou à la *charrue*, la moitié des essais ont été approvisionnés de cette manière. Mis à part le travail du sol proprement dit, ces méthodes présentent trois inconvénients :

1° La profondeur de sol retourné est limité à 25 cm. Certaines espèces descendant aux saisons froides et chaudes en profondeur et ne sont pas atteintes. Cette méthode n'est donc utilisable qu'en période humide lorsque les populations remontent à la surface, printemps et automne;

2° Les vers récoltés sont souvent blessés. De sorte que, pour éviter qu'ils ne meurent en cours d'élevage, il est nécessaire de les mettre en observation pendant une semaine et d'éliminer ceux qui n'ont pas surmonté les traumatismes de la récolte.

Une autre méthode mécanique, consistant à introduire dans le sol un *pieu* et à l'animer d'un *mouvement rotatoire*, permet d'éviter la destruction d'une partie des animaux récoltés. Son emploi, cependant, est limité à des sols très humides et meubles. Le rendement est faible car les vibrations transmises au sol par le pieu sont très localisées.

b) Méthode chimique. Cinq litres d'une solution de permanganate de potassium à 1,5 à 2 g par litre d'eau sont répandus sur le sol sur une surface d'un mètre carré (Evans et Guild 1947). Le premier arrosage fait, en une minute environ, sortir les petites espèces de la zone superficielle, le second, les plus grandes venant des zones plus profondes. Un inconvénient majeur pour cette méthode, les lombrics ne survivent pas dans 95 % des cas. Le permanganate de potassium brûle leurs téguments et même un lavage immédiat après la récolte n'est pas suffisant pour éliminer le produit toxique. Par ailleurs, l'emploi d'une solution moins concentrée rend la récolte insignifiante. Cette méthode reste donc seulement valable pour les récoltes de vers destinés à des études de systématique.

c) Méthode électrique. Les effets physiologiques du courant sont bien connus (Yerkes 1912, Walton 1933). Les premières tentatives d'application pratique remontent à une dizaine d'années avec des appareils difficilement transportables (Doeksen 1950, Satchell 1955).

Source : MNHN, Paris

Un appareil (1) (modèle de terrain, photo 3) contenant un dispositif électrique envoie dans le sol un courant alternatif (220 V 3 A, 50 périodes). Transmis par l'humidité de la terre, ce courant passe dans les téguments des vers et provoque leur sortie ainsi que celle des Arthropodes. Les animaux manifestent une vitalité identique à ceux qui sont extraits manuellement. L'appareil construit pour ce travail est de la taille d'une valise, facilement transportable sur le terrain.

Principe. — La propagation de l'électricité dans le sol dépend de sa nature et de son humidité. Les lombrics sont en contact étroit avec la terre de la paroi de leurs galeries et leur corps est continuellement humidillé par la présence d'un mucus, indispensable aux échanges respiratoires. L'électricité envoyée dans la terre agit donc directement sur l'animal qui essaie de fuir la zone électrisée en remontant en surface. L'électricité est utilisée soit sur le terrain pour récolter les vers à mettre en élevage, soit au laboratoire pour extraire en fin d'expérience les lombrics du milieu artificiel (Chap. II, modèle de laboratoire).

Caractéristiques de l'appareil.

(modèle terrain) (2).

D'un poids total de 25 kg environ, l'appareil comprend :

— UN COFFRET MÉTALLIQUE contenant un circuit électrique (fig. 7) permettant de régler l'intensité du courant envoyé dans le sol, compte tenu de son humidité et de sa nature — un interrupteur bipolaire — un voyant lumineux — un rhéostat — un ampéremètre. Ces organes essentiels facilitent la précision du réglage.

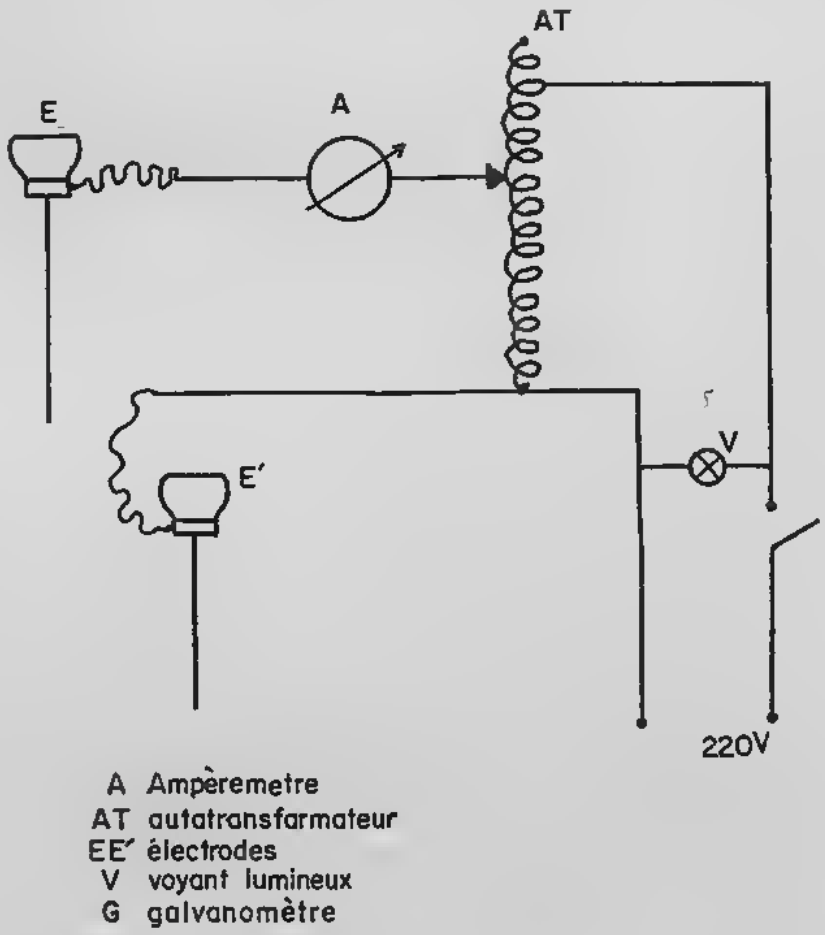


FIG. 7. — Circuit électrique de l'extracteur de vers - modèle de terrain.

(1) Brevet C.N.R.S. n° 1378869 du 12-10-64, JEANSON 1964.
(2) Montage réalisé par l'atelier M. LESAINT (C.N.R.A.).

Source : MNHN, Paris

— UN ENROULEUR AUTOMATIQUE. Cent mètres de câble (12/10 mm) relient le secteur au coffret. Ils sont bobinés sur un enrouleur léger et de faible encombrement. Ce dispositif évite de mettre en contact avec le sol humide, du câble qui n'est pas utilisé entre la prise du secteur et le lieu de récolte.

— DEUX ÉLECTRODES faites de deux tiges d'acier, pointues à une extrémité pour faciliter la pénétration du courant dans le sol et en favoriser la diffusion, sont isolées, à l'autre extrémité par une poignée en matière plastique. Elles sont reliées chacune à un fil du circuit électrique par deux mètres de fil gainé.

Son fonctionnement. — Le présent dispositif est d'un maniement simple et sans danger. Il est toutefois recommandé à l'utilisateur de s'isoler du sol et de l'appareil par des bottes et des gants de caoutchouc et de prendre les précautions d'usage pour l'utilisation d'un courant. Les opérations successives nécessaires à *la mise en marche*, peuvent se résumer de la manière suivante :

1° l'appareil est installé à proximité du lieu de récolte;

2° les électrodes sont enfoncées dans le sol à une distance de 40 à 80 cm sur 40 à 50 cm de profondeur;

3° l'appareil est ensuite relié au secteur (220 V) au moyen d'un câble;

4° le rhéostat est réglé au maximum avant l'ouverture de l'interrupteur;

5° manœuvrer le rhéostat progressivement pour porter l'intensité à 2 ampères environ. Pour augmenter l'action du courant dans le sol, il est possible de porter l'intensité à 5 ampères et de rapprocher les électrodes à 30 cm. Ceci est nécessaire pour provoquer la sortie des animaux dans les sols peu conducteurs (sols sableux) ou les sols peu humides.

Action sur la faune du sol. — La réaction de la faune est immédiate lorsque le sol contient entre 15 et 25 % d'humidité et dans un terrain plus sec après deux ou trois minutes. Les animaux sortant les premiers sont surtout des

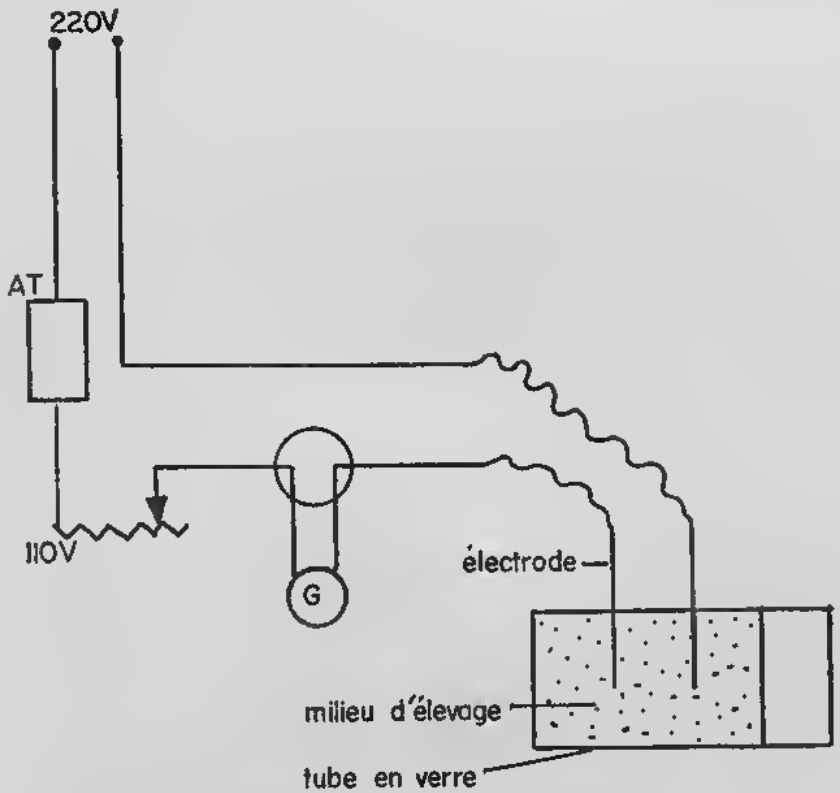


FIG. 8. — Circuit électrique de l'extracteur de vers - modèle de laboratoire.

Source : MNHN, Paris

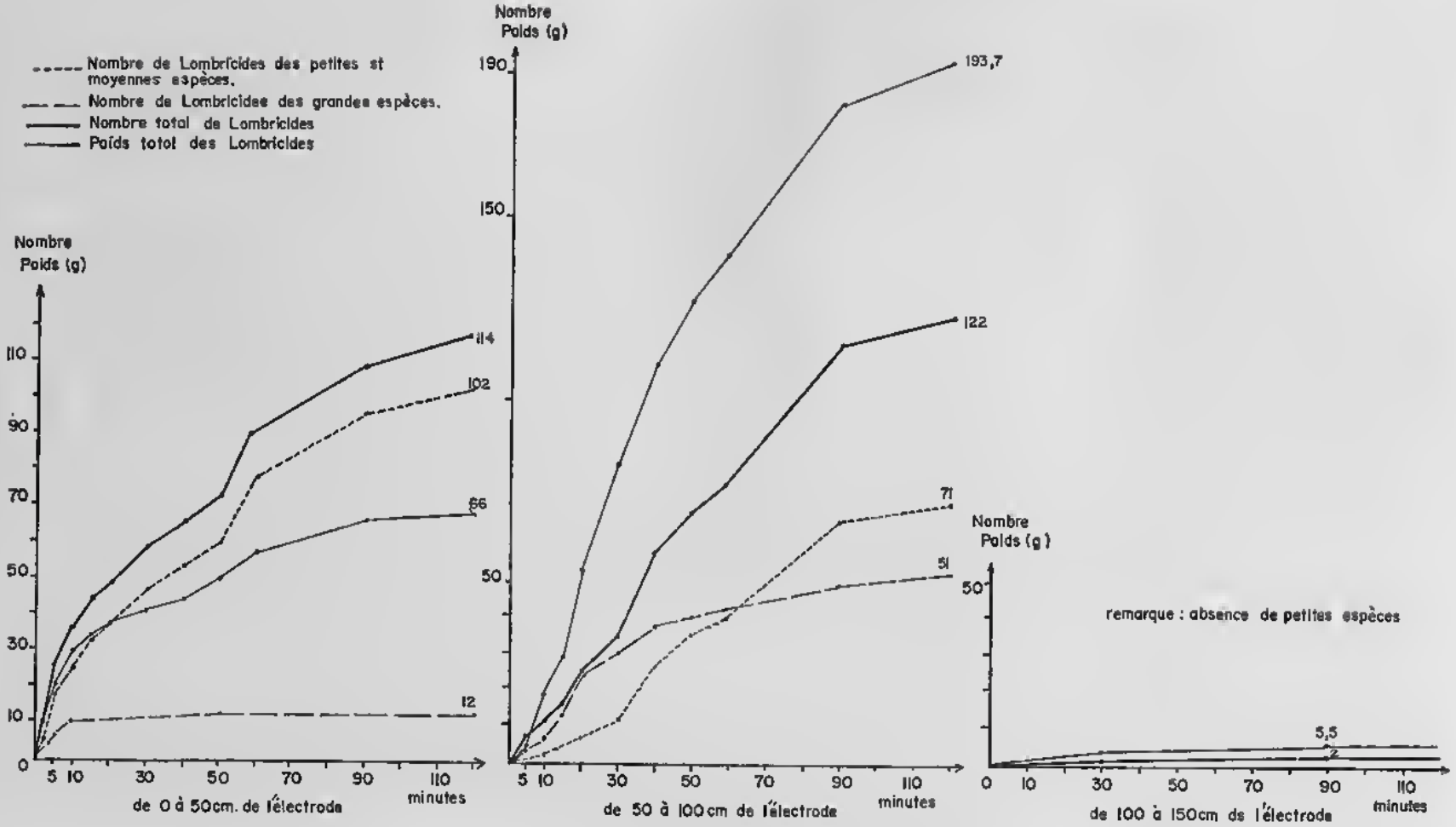


FIG. 9. — Action d'un courant alternatif (230 V-2 A) sur les Lombricides d'un sol de limon sous pelouse ; évaluation d'une récolte en fonction du temps, de l'espace et des espèces.

Source : MNHN, Paris

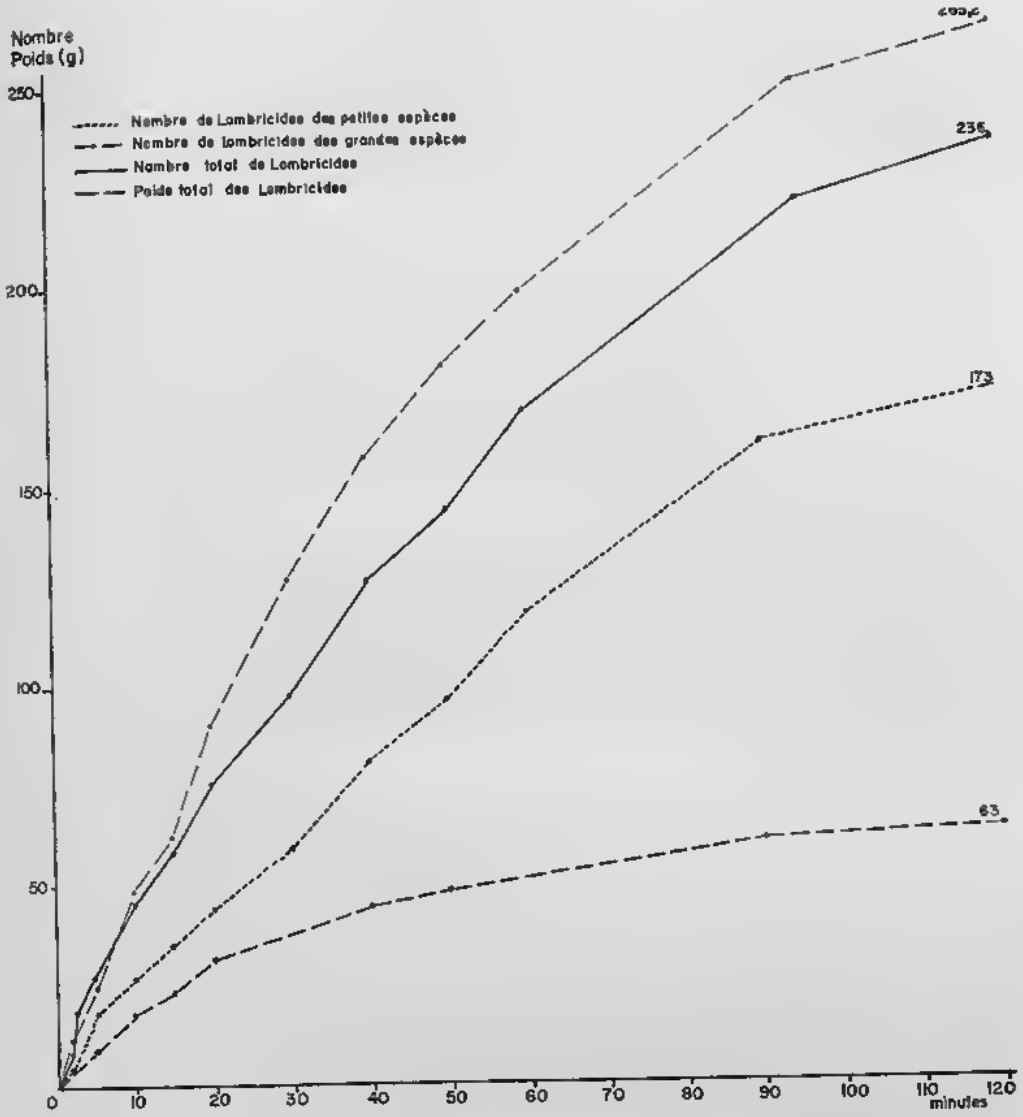


Fig. 10. — Evaluation d'une récolte de Lombricides d'un sol de limon sous pelouse à une distance maximale de 1,5 mm des électrodes (courant alternatif 230 V 2 A) En fonction du temps.

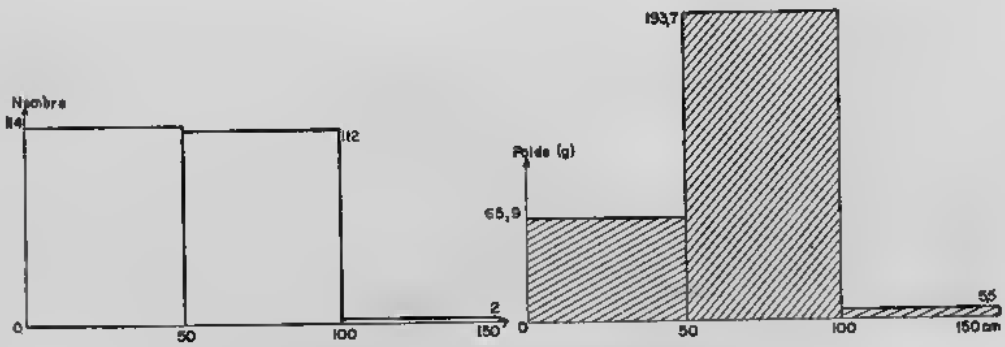


Fig. 11. — En fonction de la distance des électrodes.

Source : MNHN, Paris

vers. Les Arthropodes (millepattes, cloportes) plus isolés par leurs téguments chitineux, réagissent ensuite (10 minutes). Ils essaient tous de fuir le champ électrique. Les animaux des couches superficielles du sol sortent les premiers, c'est le cas d'*A. icterica* vivant entre 0 et 20 cm ds profondeur. *L. terrestris*, grosse espèce vivant entre 20 et 200 cm sort ensuite. Un des avantages de l'extraction des lombricides par l'électricité, est d'obtenir des animaux *sans en altérer la vitalité*. Leurs téguments sont intacts, ce qui n'est pas le cas pour les vers récoltés par les méthodes chimique ou mécanique.

La récolte des animaux doit suivre immédiatement leur apparition en surfacs car ils tentent ensuite de s'éloigner des électrodes et de rentrer dans le sol. A proximité des électrodes (0-50 cm) les vers se mettent sur des lignes du genre ovale par rapport aux électrodes. Des lombrics posés perpendiculairement à ces lignes modifient en cinq minutes environ leur position pour se placer parallèlement. Ce comportement a pour but de disposer leurs corps sur les équipotentielles du champ électrique.

Un exemple de récolte de lombrics par le courant électrique. — Une récolte de lombrics faite sur une surface et en un temps déterminés peut servir de test faunistique pour la population d'un sol. Les figures 9 à 11 donnent l'exemple d'une récolte faite sur un sol de limon sous pelouse évaluée en fonction du temps, de la distance de l'électrode et de la taille des espèces. Dans la zone la plus proche de l'électrode (fig. 9), le poids des Lombricides est discordant par rapport au nombre. Ce sont les petites espèces qui sont incitées à remonter vers la surface plus que les moyennes et les grosses. Ceci veut dire que les espèces présentent des différences de sensibilité au courant électrique. Sujet plein d'intérêt que nous n'avons pas pu approfondir. Cette évaluation quantitative n'est qu'une approximation de la population réelle que l'état actuel de nos connaissances ne nous permet pas de préciser davantage. La littérature ne donne, en effet, aucun renseignement sur :

1° la sensibilité des espèces au courant électrique en fonction de leur cycle biologique et de leur état physiologique;

2° La propagation du courant dans le sol en fonction de son humidité et de sa nature. Il est impossible de connaître la répartition du courant dans le sol et de déterminer à quelle profondeur s'arrête son action sur les vers, et à quel volume de terre doit donc être ramenée la population récoltée.

Satchell (1955) conclut d'une étude de la population de Lombricides d'un sol sous prairie que la méthode de récolte par l'électricité est représentative de la population. Les observations faites lors du fonctionnement de notre appareil montrent qu'il *n'est pas possible d'évaluer quantitativement une population de Lombricides par la méthode électrique* mais que, par contre, elle peut fournir des renseignements qualificatifs sur la présence des espèces et leur stade d'évolution.

Les applications de l'extracteur de Lombricides par le courant électrique (Jeanson 1964) peuvent être envisagées dans le domaine de la recherche fondamentale : la systématique, la physiologie animale, la faunistique et dans celui de la recherche appliquée : la biofertilisation, la colonisation de milieux sans faune, mais ceci dépasse le cadre de cet exposé.

2. Choix des espèces.

a) Tri. Après la récolte les vers sont triés et mis en observation huit jours s'ils sont extraits du sol par un moyen mécanique, un jour s'ils sont extraits par l'électricité. Ce délai est nécessaire pour observer leur comportement et leur vitalité. En effet, une égratignure ou un traumatisme invisible à la récolte peut aggraver et provoquer une sorte de léthargie plus ou moins marquée ou la mort des lombrics.

Pendant cette période, ils sont placés dans des grands pots dans un mélange de terre (horizon A d'un sol de limon) et de terreau. Les réserves sont humidifiées par un plan d'eau de quelques centimètres à leur base. Cette technique est voisine de celle d'Avel (1929), mais la courte durée de la mise en observation supprime ici l'apparition d'un phénomène de toxicité, mal défini actuellement qui favorise le ralentissement de l'activité des vers mis en réserve dans un milieu non renouvelé (Doeksen, Pays-Bas, communication orale 1961 et Doeksen 1964).

Source : MNHN, Paris

b) Détermination. Les vers sont ensuite déterminés spécifiquement selon les critères de Tetry (1939), et choisis de taille et de poids voisins pour une même série d'essais. Le plus souvent, deux individus sont introduits dans chaque élevage (80 cm²), ce qui correspond environ à 280 vers au m², soit légèrement supérieur à la densité moyenne des sols en place (200/m²) mais la biomasse est plus que double, 250 g au m² au lieu de 100 dans le milieu naturel (voir § G et tableau 8 et 9). Les vers appartiennent aux moyennes et grandes espèces. Les raisons du choix de *Lumbricus terrestris* Linné et d'*Allolobophora icterica* Savigny sont les suivantes :

1° la détermination spécifique est basée exclusivement sur des critères de morphologie externe, aisément indentifiables sans dissection;

2° les espèces mises en élevage sont fréquentes dans les sols agricoles et présentes alternativement pendant toute l'année dans les sols de limon et de la région de Versallles, lieu des récoltes;

3° la distribution géographique, due à l'influence humaine, de ces espèces est immense et surtout de *L. terrestris* : Europe, Amérique du Nord, Açores et Madère (Tetry 1939).

Les *avis des systématiciens* sur la dénomination des deux espèces utilisées pour cette étude sont partagés : *Lumbricus terrestris* Linné 1758 chez Michaelsen (1900), Avel (1929), Cernosvitov (1937), Omodeo (1956), Graff (1953), Gates (1957) porte le nom de *L. herculeus* Savigny avec Tetry (1937). La controverse de systématique existe aussi pour la seconde espèce. *Eophila icterica* Savigny de Tetry (1938), Michon (1954), Omodeo (1956) devient *Allolobophora icterica* Savigny 1826 pour Graff (1953) et Saussey (1959). Trancher cette question de l'instabilité ou de l'évolution de la nomenclature nécessite une formation particulière et s'éloigne du but poursuivi par cette étude. Nous utiliserons donc les dénominations issues des plus récentes révisions de systématique : *L. terrestris* Linné et *A. icterica* Savigny.

Les Lombricides ou vers de terre appartiennent à la famille principale des Oligochètes, ordre de la classe des Annélides Chétopodes. Ces invertébrés présentent une segmentation interne qui correspond à une annélation externe. Les anneaux portent des soies locomotrices (sauf le premier) groupées en quatre faisceaux, deux ventraux et deux dorsaux ou latéraux (voir traité de *Zoologie* de Grasse, 1959). Les principaux caractères (tableau 6) de morphologie externe

TABLEAU 6

Caractères morphologiques
de *Lumbricus terrestris* Linné & *Allolobophora icterica* Savigny (*)

	L. terrestris	*A. icterica*
Couleur	face ventrale : jaunâtre	blanc jaunâtre
	face dorsale :	
	— partie antérieure brunâtre pourpre	id.
	— partie postérieure plus claire	id.
Longueur (mm)	90 - 300 (grande espèce)	50 - 140 (espèce moyenne)
Epaisseur (mm)	6 - 9	4 - 5
Nombre segments	110 - 180	140 - 190
Tête	tanylobe	épilobe
Soies	géminées réglon moyenne	géminées
Clitellum :		
— aspect	saillant rouge	selle annelée
— nombre segments	6 - 7 (31° ou 32° - 37°)	10 (entre 34° - 43°)
Crête de puberté :		
— nombre segments	4 (33° - 36°)	7 (36° - 42°)
Particularités	— extrémité post. aplatie	
	— rejets en surface (Guild 1955)	- rejets dans les galeries
Localisation dans le sol	0 - 150 cm	0 - 30 cm

(*) Tableau établi d'après les descriptions de Tétry 1939.

Source : MNHN, Paris

utilisés pour la détermination dans la famille des Lombricides sont, selon leur ordre d'importance dans le tableau dicotomique de TETRY (1939) : 1° la forme de la tête; 2° la position du clitellum (protubérance antérieure apparaissant à la maturité sexuelle) par rapport aux segments; 3° la position des pores mâles sur le 13° ou le 15° segment; 4° la localisation des crêtes de puberté à la face ventrale du clitellum; 5° le mode d'association des soies (géminées ou séparées).

F. — FACTEUR TEMPS

Le troisième facteur fixé du milieu expérimental est la durée de l'expérience. Selon les essais, elle varie de 1 à 18 mois. Il est ainsi possible d'apprécier l'importance du facteur temps dans l'évolution des matériaux du sol artificiel, en comparant leur état initial et leur état final. Dans le milieu naturel, les états antérieurs des matériaux n'ont laissé dans le sol aucune trace, il en est de même pour les causes qui ont influencé leur transformation. De sorte qu'il est difficile de définir les étapes successives par lesquelles le milieu est passé. En faisant varier la durée des essais expérimentaux, nous pouvons ainsi préciser certains stades de l'évolution du milieu.

Tous les facteurs du milieu naturel n'ont pu être fixés avec autant de précision que les matériaux, les espèces zoologiques et la durée des expériences. Les données climatiques artificielles comme la température, l'humidité, la lumière sont demeurées dans le sol expérimental, variables comme dans le sol en place; toutefois avec une différence essentielle, celle de varier entre des limites souvent très voisines et contrôlables.

G. — COMPARAISON AVEC LE MILIEU NATUREL

Aux conditions générales des milieux artificiels qui viennent d'être décrites, comparons celles du milieu naturel. Le sol en place résulte de l'action de cinq facteurs (fig. 1). De quelle manière agissent-ils sur sa formation et son évolution ? Les caractéristiques d'un sol de limon, d'où provient le matériel de base des essais, seront ensuite résumées et comparées aux sols expérimentaux réalisés (tableau 9).

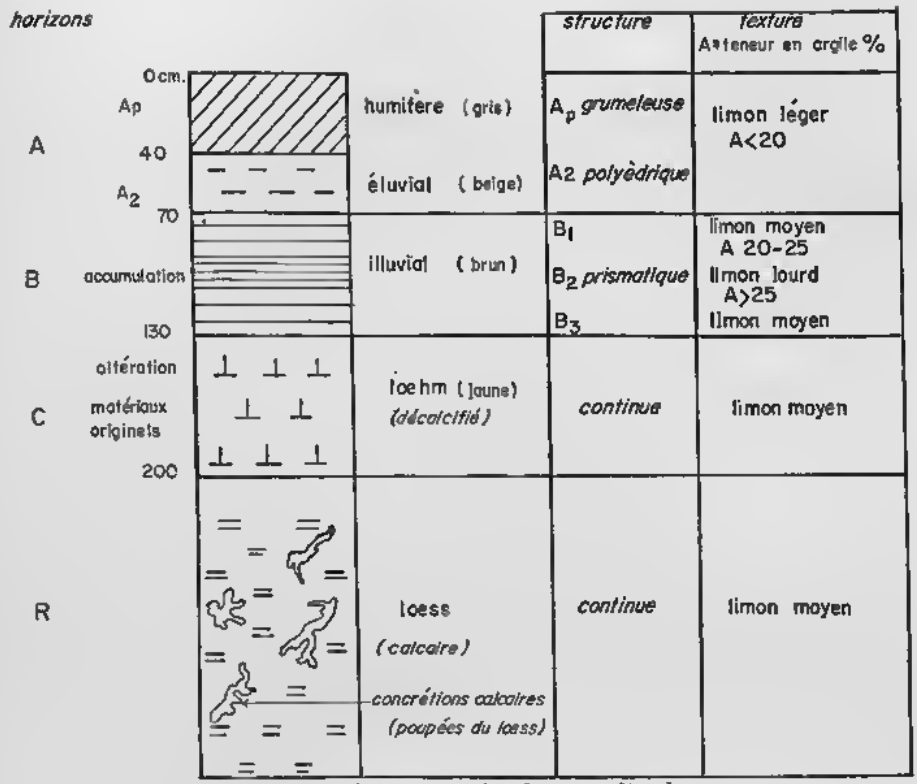
1. Facteurs du milieu.

Le sol peut être représenté par un diagramme triangulaire (fig. 1) dont chaque sommet symbolise un facteur : le climat (sommet C), le substratum (sommet S, regroupant la roche mère et la topographie), les êtres vivants (sommet V). L'âge du sol, ou facteur temps, est une droite perpendiculaire au plan du diagramme et le stade d'évolution du sol un point (t) se déplaçant sur cette droite. Cette représentation peut être qualifiée d' « hyperspatiale » au sens que PRAT (1960) donne à tout système évoluant dans le temps.

Dans le milieu naturel, la formation et l'évolution d'un sol peuvent se résumer de la manière suivante : les *conditions climatiques* (température et précipitations) agissent sur le substratum et provoquent la désagrégation et l'altération des *roches* en fonction de leur *topographie*. Le lithosol ainsi formé est variable selon la nature de C et S. Il peut, dans une deuxième phase de sa genèse, être soumis aux *organismes vivants*, végétaux et animaux. Son évolution aboutit à une formation caractérisée par la superposition de zones différenciées appelées horizons (fig. 12) dont l'ensemble forme un profil.

En surface la litière est formée de débris végétaux en voie de décomposition, source de nourriture pour la faune terricole. En dessous l'horizon A ou l'horizon éluvial est une zone de départ des éléments; puis, l'horizon B ou l'horizon d'accumulation est une zone où se rassemblent les produits de lessivage de l'horizon superficiel.. En profondeur, l'horizon C représente la roche mère (en voie de décomposition) et l'horizon R la roche brute non altérée. C'est sur la présence, dans les profils, d'un ou plusieurs horizons, que certains auteurs se basent pour classer les sols en trois types : C, AC, ABC (AUBERT et DUCHAUFOUR, 1956). Le sol évolue ainsi vers un stade de maturité stable ou pédoclimax qui correspond à l'équilibre ou climax de sa végétation (DUCHAUFOUR 1959) et de sa population animale, la relation entre le climax du sol et celui de la population animale est encore peu démontrée.

Source : MNHN, Paris



Ap = horizon perturbé (plowen) par les façons culturales.

FIG. 12. — Schéma d'un sol de limon cultivé (plateau de la Minière, Yvelines), d'après les descriptions de Demolon (1952) et Jongerius (1954).

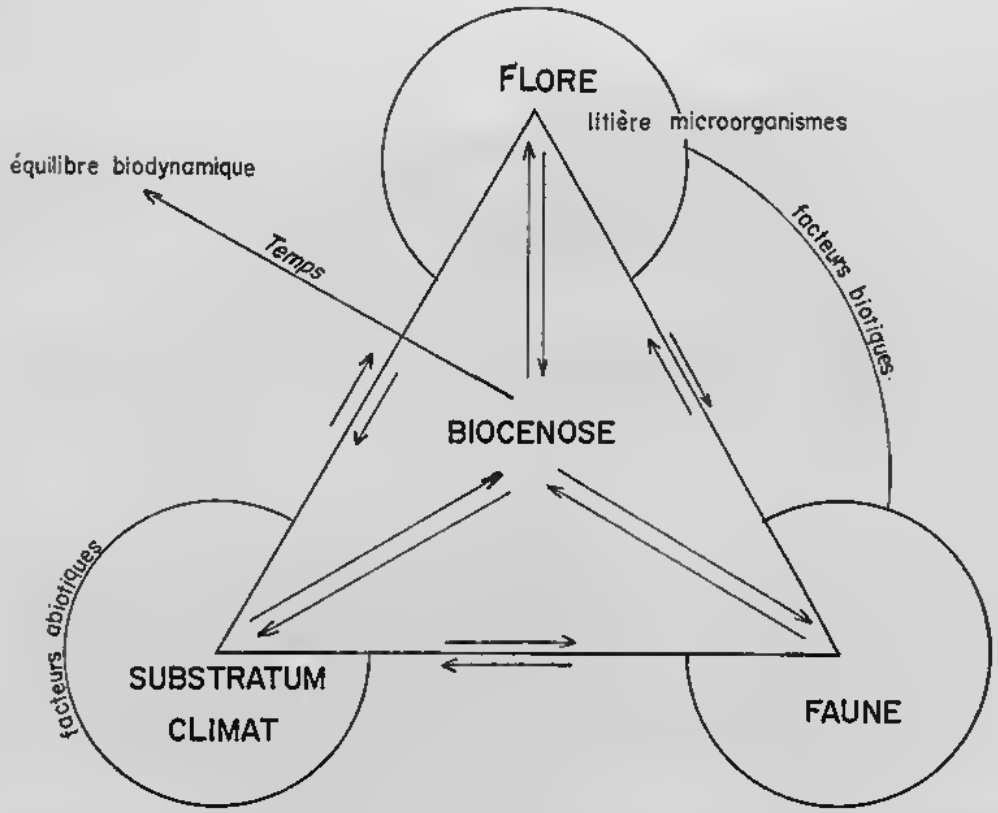


FIG. 13. — Diagramme de la formation d'une communauté animale et végétale organisée (Biocénose).

Source : MNHN, Paris

2. La biocénose.

Les associations végétales se développent en relation avec les conditions climatiques et la nature du sol. Les litières qu'elles fournissent se décomposent sous l'influence de ces mêmes facteurs, auxquels vient s'ajouter la faune. Rappelons qu'en dessous de la litière le sol est pour l'essentiel composé de matière minérale avec un faible pourcentage de matière organique parmi laquelle la matière organique vivante ne constitue elle-même qu'une très faible fraction (tab. 7). Il est intéressant ici de préciser l'importance des Lombricides par rapport au total de l'ensemble de la matière organique animale en caractérisant les groupes par leur biomasse, 0,042 %.

L'observation montre que les animaux peuvent exister dans le sol, au cours de chaque phase pédogénétique dans tous les horizons, mais il est une phase où leur présence est plus frappante par l'importance numérique des individus et des espèces, en présence de débris végétaux en voie de décomposition. La matière organique est, soit en surface à l'état pur, c'est le cas de la litière des sols forestiers, soit dans la partie superficielle du sol, c'est le cas des sols agricoles où les horizons A et B sont mélangés aux fumures organiques par suite des pratiques culturales. Cette localisation des débris végétaux, source de nourriture pour les animaux terricoles, entraîne une concentration des lombrics dans des zones préférentielles (Ronde 1960). Mais ceci n'exclut pas la possibilité pour la faune des litières d'être aussi dans les couches sous-jacentes des sols forestiers et pour la faune des sols agricoles de se trouver dans une couverture végétale temporaire. Les Lombricides en particulier ont une des distributions verticales les plus étalées, souvent en relation avec leur taille. Les espèces les plus grosses descendent à 2 et 3 m et favorisent ainsi le brassage des horizons et de la matière organique. Wilcke (1953), Atlavinyte (1960).

TABLEAU 7

Composition d'un sol de prairie en pour cent (1)

Matières minérales	93
Matières organiques (7 p. 100) :	
— *a*) débris végétaux	5,95
— *b*) racines	0,7
— *c*) organismes du sol (0,35 p. 100) :	
— végétaux : champignons, algues	0,14
(0,28 %) Bactéries, Actinomycètes	0,14
— animaux : vers de terre	0,042
(0,07 %) — autre macrofraune	0,0175
— micro et mésofaune	0,0105
	100,0000

Il se forme ainsi une *communauté animale et végétale* qui s'organise (biocénose) et évolue, parallèlement au sol, vers un équilibre « biodynamique ». La biocénose peut être représentée aussi sous forme d'un diagramme triangulaire (fig. 13) dont deux sommets sont occupés par les facteurs biotiques (la flore et la faune) le troisième par les facteurs abiotiques (le climat et le substratum).

3. Action de la faune sur les débris végétaux et le sol.

A la suite de nombreuses observations de sols européens et tropicaux à l'échelle macro et microscopique, Kubiena (1955) a démontré que la faune était « *un facteur décisif* » pour la décomposition de la matière organique des litières et pour « l'établissement des diverses formes d'humus ». Il complète ainsi les trois types d'humus terrestre de Müller 1879 (mull, moder, mor) en décrivant 30 formes bien définies (16 principales et 14 variétés). « La genèse de nombreuses formes d'humus renseigne ainsi sur la morphologie et la systématique du sol », mais permet aussi de comprendre certains phénomènes physico-chimiques déterminants pour l'évolution du profil : la migration du fer et de l'argile, par exemple.

(1) Calculé d'après Bessard 1960

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 8

POPULATION THÉORIQUE (au m²)
d'un sol brun hypothétique non cultivé des régions tempérées (*)

	Nombre	Poids/g
PROTOZOAIRES	500 millions	10
MÉTAZOAIRES		
VERS :		
— Nématodes	10 millions	15
— Annélides :		
Lombricides	200 (50 à 400)	100 (20 à 250)
Enchytreides	25 000	3
MOLLUSQUES	50	2,5
ARTHROPODES :		
Arachnides Acariens	300 000	3
Myriapodes Symphyles	1 000	0,1
Diplopodes	200	8
Insectes		
Aptérygotes		
Collemboles	200 000	2
Ptérygotes		
larves	500	4,5
DIVERS :		
Rotifères	500 000	0,25
Némertes	rares	—
Total		150

(*) D'après les divers auteurs cités par BACHELIER 1963 (simplifié).

La classification des formes d'humus de KUBIENA n'est pas utilisée pour ce travail, car les conditions expérimentales limitent à deux les matières organiques utilisées. La décomposition de celles-ci pourra cependant être rapprochée de deux des principaux types d'humus suivants (mull et mor) dont les caractéristiques vont être résumées :

En Europe, *le mull* (1), ou humus doux forestier, ne se forme qu'en présence de Lombricides et d'Enchytraeides (ZACHARIAE 1965). La décomposition des débris végétaux est rapide et due à l'activité animale. Il se forme un complexe mécaniquement inséparable entre les substances humiques et l'argile (complexe argilo-humique). Le mull a une structure spongieuse stable créée par les turricules de vers de terre. Il réunit un ensemble de conditions favorables au développement de la végétation. Sa formation est favorisée par des débris végétaux facilement décomposables (feuillus), un climat chaud et un pH de 6 à 7.

Dans *le moder*, la plupart des débris végétaux sont transformés en petits amas coprogènes par les Microarthropodes (Collemboles, Oribates). Les fragments végétaux sont peu humifiés et mal mélangés aux minéraux. Les amas coprogènes sont instables et peu résistants à la destruction par l'eau. Le moder est favorisé par des litières de végétaux fibreux qui se décomposent mal (forêts de résineux), une forte humidité, une température basse.

Dans *le mor*, ou humus brut, la faune est presque inexistante. La décomposition des débris végétaux est très lente, ce qui provoque l'accumulation en surface d'une litière épaisse non décomposée. C'est l'humus des forêts de résineux et des landes sur roches mères siliceuses. Son pH de l'ordre de 4 et sa « sécheresse physiologique » est défavorable à la germination et au développement des feuillus. Les produits de décomposition issus de la litière (acides humiques de type humolignine), entraînés dans les horizons inférieurs, sont nuisibles à la pédogenèse. La structure et le complexe organo-minéral sont détruits et les ions basiques, le fer et l'aluminium entraînés en profondeur.

(1) Voir dictionnaire des sols de PLAISANCE et CAILLEUX (1958) pour définitions détaillées.

Source : MNHN, Paris

Cette brève description du sol en place montre la complexité du milieu naturel et l'étroite relation qui existe entre les types d'humus et les espèces animales. Les milieux expérimentaux paraissent ainsi mieux situés, mais aussi simplifiés. Deux facteurs sont supprimés : le substratum et la végétation, deux facteurs sont modifiés : le climat et le temps. Cependant, la densité des Lombricides est comparable à celle du sol en place, les matériaux du sol artificiel proviennent du milieu naturel. C'est ce que récapitule le tableau 9.

TABLEAU 9

COMPARAISON DU SOL EXPÉRIMENTAL ET D'UN SOL DE LIMON (Versailles)

1° FACTEURS DU MILIEU	*Milieu artificiel*	*Milieu naturel*
Facteurs climatiques :		
— ensoleillement (heures/an) ..	25 (intérieur)	1 813 (1) (extérieur)
— humidité :		
— origine : pluie mm	0	600/an (1)
plan d'eau mm.	30	variable avec saisons
— p. 100	21 (15-27)	»
— température hiver	15° — 22°	0°,2 — 5°,2 *
— température été	18° — 25°	12°,5 — 23°,4
	ou constante 20°	
Substratum :		
— topographie	0	variable
— roche mère (R)	0	loess
Flore :		
— en surface	0 (traces algues)	forêts ou culture
— dans le sol	luzerne poudre < 2 mm	luzerne 2 p. 1 000
— nature	paille calibrée (0,2 - 0,5 et 2 - 5 mm)	paille 7 p. 1 000
— teneur en p. cent	1 à 5	0,2 à 1 (culture)
Faune :		
— groupes	Lombricides	nombreux
— espèces	2 : *L. terrestris* et *A. icterica*	nombreuses
— densité m²/20 cm de profondeur	280	200 (50 à 400)
— biomasse (g/m²)	250 à 300	Lombricides 100, total faune 150
Facteur temps (âge du sol)	1 à 18 mois	RISS-WURM à partir de — 240 000 ans (2)
2° SOL : Morphologie du profil	*Sol expérimental*	*Sol de limon en place* (3)
— profondeur (m)	0.30	2 à 3
— horizons	A, B	A, B, C, R (4) (sol sous forêt)
	A + B, B	A + B, C, R, (sol cultivé)
— densité	1,15 — 1,5	1,15 — 1,5
— structures des horizons :		
A	poreuse, lagunaire,	grumeleuse
B	compacte	prismatique
C	—	sableuse
R	—	sableuse

(*) Moyennes des minima et maxima en janvier et juillet (GARNIER 1967).
(1) Moyennes sur 15 ans, ARLERY (1961).
(2) ALIMEN (1965).
(3) D'après JONGERIUS (1964), DEMOLON (1952).
(4) Voir figure 12.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

DISSECTION DES MICROPROFILS ARTIFICIELS

Après l'élevage, les trois phases de la préparation des échantillons ont pour but : 1° d'éliminer les vers du milieu pour que leur corps n'introduise pas d'erreur dans les dosages ultérieurs de matière organique; 2° de sécher et de démouler les milieux artificiels sans en modifier la morphologie; 3° de séparer les zones présentant des structures particulièrement différenciées par l'activité des vers.

A. — EXTRACTION DES LOMBRICS

En fin d'élevage les vers sont extraits des colonnes de terre par le courant électrique, selon la même méthode que celle utilisée pour la récolte (chap. 1, E, 1 c).

1. Dispositif.

Le circuit électrique de l'extracteur de laboratoire (fig. 8) est voisin de celui de l'extracteur de terrain (fig. 7). Montage (photo 4). Mis au point en 1961, il comprend un transformateur, un rhéostat, un ampèremètre, deux électrodes en acier (aiguilles à tricoter). Le courant utilisé est du 110 V avec une intensité inférieure à ½ A.

2. Fonctionnement. — Les électrodes sont introduites dans le milieu d'élevage parallèlement aux parois et à 1 cm environ de celle-ci. L'expérience montre que, pour obtenir la sortie des vers, il est indispensable d'envoyer dans ce petit volume de terre (315 cm³) humide (20-25 %) un courant de faible intensité, ceci pour éviter que les animaux ne soient tétanisés dans leur galerie sans pouvoir réagir. Trois à cinq *impulsions électriques* d'une seconde envoyant dans la terre 1/100 à 1/10 A toutes les minutes suffisent généralement pour amorcer le départ du vers de sa galerie. Il est ensuite nécessaire pour maintenir son mouvement vers la surface d'augmenter l'intensité à 1/5 et 1/2 A de laisser passer le courant jusqu'à ce que le vers apparaisse, 5 à 10 minutes selon sa profondeur d'enfouissement et sa vitalité.

L'extraction en fin d'élevage est facilitée lorsque les tubes de verre contenant le milieu artificiel sont démontables, sciés longitudinalement en leur milieu et mastiqués lors de leur installation. Il est alors facile d'enlever une des deux moitiés et d'introduire ensuite les électrodes dans la terre (photo 5). Il est ainsi possible de suivre avec beaucoup plus de précision la progression de la sortie des lombrics et de régler la fréquence des impulsions en fonction des réactions de l'animal. Deux impulsions d'1/5 A espacées de 5 minutes peuvent suffire : la première pour faire sortir la moitié antérieure du vers, la seconde pour compenser le phototropisme négatif qui a tendance à faire retourner le lombric dans sa galerie.

B. — SÉCHAGE ET DÉMOULAGE

Pour éviter une évolution de la matière organique des milieux après l'extraction des vers, il est nécessaire de choisir un mode de séchage rapide. L'expérience est ainsi arrêtée à un instant déterminé.

Un séchage à *l'étuve* à 75° pendant 3 à 4 jours est préférable à un séchage à l'air de 3 semaines (1). Toutefois, il est probable que les substances organiques des milieux ainsi traités subissent des modifications complexes à cette température. Elles sont indéterminables par les moyens et les méthodes chimiques dont nous disposions. Mais, les essais ont porté sur des séries d'élevage qui ont subi le même traitement et la comparaison entre eux demeure, par conséquent, possible.

---

(1) L'expérience est ainsi arrêtée avec plus de précision.

Source : MNHN, Paris

La dessiccation complète à l'étuve transforme les milieux d'élevage en de véritables monolithes très durs. Le démoulage est grandement facilité, dans les tubes sciés en deux car il est en partie effectué lors de leur ouverture avant l'extraction des vers. Dans les tubes cylindriques fermés, une poussée progressive à la main par une extrémité suffit pour séparer le bloc de terre des parois du tube.

C. — SÉPARATION DES ZONES STRUCTURÉES

Au cours des élevages, l'activité des vers a eu pour effet de modifier la morphologie de certaines zones des divers milieux. Ils ont en particulier creusé des réseaux de galeries et remonté en surface des turricules, par contre, d'autres zones n'ont pas été travaillées. La dissection des microprofils a pour but de comparer l'anatomie des divers milieux et d'étudier du point de vue physique et chimique la répercussion du brassage de matériaux réalisé par les vers, sur leurs propriétés agronomiques.

Trois types d'échantillons sont séparés :

1° les *rejets* de surface ou à l'intérieur des galeries;

2° les *parois* des galeries;

3° les *zones non travaillées* situées entre les galeries.

L'échantillonnage se fait à la main en grattant les parois des galeries avec une petite spatule sur une profondeur de 2 mm environ. Cette phase de préparation est longue et minutieuse mais indispensable aux dosages ultérieurs qui seront décrits dans la seconde partie.

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

MÉTHODES D'ÉTUDES DE LA MORPHOLOGIE

Dans le milieu naturel, la morphologie du sol a été surtout étudiée qualitativement. Buntley et Papendick (1960) observent, dans des chernozems, la transformation d'une structure prismatique en une structure grumeleuse sous l'action des Lombricides, simultanément, les matières organiques de surface sont descendues dans les couches profondes du sol. Edelman et Hoeksema (1960) observent le développement des réseaux de galeries et l'évolution des agrégats terreux qu'elles contiennent.

Les méthodes mises au point pour ce travail sont quantitatives, *en cours d'élevage,* elles permettent de suivre :

1° le développement du réseau de galeries visibles à travers les parois du dispositif d'élevage et de définir ainsi la *morphologie périphérique* en fonction du temps;

2° l'accumulation des turricules et leur distribution en surface et de caractériser la *morphologie superficielle.*

En fin d'élevage, elles permettent d'étudier la répartition des galeries en fonction de la profondeur et de définir une *morphologie interne* par :

1° leur importance sur des sections transversales à différents niveaux;

2° leur distribution sur des sections longitudinales.

La morphologie paraît ainsi résulter *à la fois* de l'activité des Lombricides et de la nature du milieu. Ses relations avec les propriétés physiques et chimiques du sol artificiel sont ensuite étudiées en fin d'élevage, par des méthodes agronomiques adaptées aux matériaux utilisés pour ce travail.

Source . MNHN, Paris

CHAPITRE III

MACROMORPHOLOGIE

A. — MORPHOLOGIE PÉRIPHÉRIQUE

Seules les galeries visibles à travers les parois de verre des élevages sont considérées comme galeries périphériques (photo 6). Elles sont situées sur le bord externe de la colonne de terre et occupent une épaisseur d'un demi centimètre environ, selon l'épaisseur des animaux en élevage. Leur densité est nettement supérieure à celle des galeries situées à l'intérieur. Ce phénomène est à rattacher à un tactisme qui chez certains animaux les porte à se rapprocher de corps étrangers. Par ailleurs, la discontinuité terre-paroi du tube constitue une zone de moindre résistance qui facilite la circulation du ver. Des faits analogues se rencontrent souvent dans le milieu naturel : le long de certains murs ou bordures de jardin, l'abondance des orifices de galeries et des rejets sont des indices du déplacement préférentiel.

L'état de la morphologie périphérique est évaluée par la longueur des galeries visibles à travers les parois du tube en verre, pendant l'élevage à des intervalles de temps réguliers et après l'élevage.

1. Mesure sur les parois.

Les galeries sont soulignées au crayon marqueur sur les parois du tube. Ceci évite les doubles mesures dans les zones où le réseau est très dense. Leur longueur est mesurée soit au double-décimètre pour les galeries au tracé rectiligne, soit à l'aide d'un curvimètre pour les galeries sinueuses.

L'observation montre que l'évolution de la morphologie périphérique ne peut être en réalité caractérisée uniquement par la longueur de galeries nouvelles, formées depuis le précédent relevé. En effet, parallèlement au phénomène de creusement des galeries dû à l'activité propre des Lombricides, se produit un phénomène de tassement. Général sur toute la longueur de l'élevage, il est cependant plus marqué à la base des colonnes de terre. Ceci est dû à une plus forte humidité au voisinage du plan d'eau favorisant la disparition des galeries peu fréquentées par les vers. A chaque relevé, la mesure de la longueur des nouvelles galeries périphériques peut donc être complété par la mesure de la longueur des galeries disparues dont l'emplacement marqué depuis le relevé précédent peut alors être effacé. L'utilisation de couleurs différentes permet de matérialiser, en quelques semaines, l'image de l'évolution de la morphologie périphérique.

2. Relevé des empreintes.

Pour conserver les divers stades du développement de la morphologie périphérique des milieux, une technique de relevés sur feuilles de plastique a été mise au point. Des feuilles de plastique souple et transparent sont appliquées sur chaque élevage, à chaque relevé de la longueur du réseau de galeries (fig. 14 et 56). La technique de marquage et de mesure est alors la même que la précédente. L'erreur relative varie de 0,6 à 4,4 % comme le montre les mesures ci-dessous.

TABLEAU 9 *bis*

REPRODUCTIBILITÉ DES MESURES DE LA LONGUEUR DES GALERIES PÉRIPHÉRIQUES
(mesurée en cm)

	Relevé 1	Relevé 2	Relevé 3	Relevé 4
1re mesure	110	15,1	41,8	120,2
2e mesure	111,6	16,3	42,1	121,2
3e mesure	108,2	16,2	43,1	121,4
Moyenne	109,9	15,8	42,7	120,9
Erreur relative en %	1,05	4,4	2,1	0,6

Source : MNHN, Paris

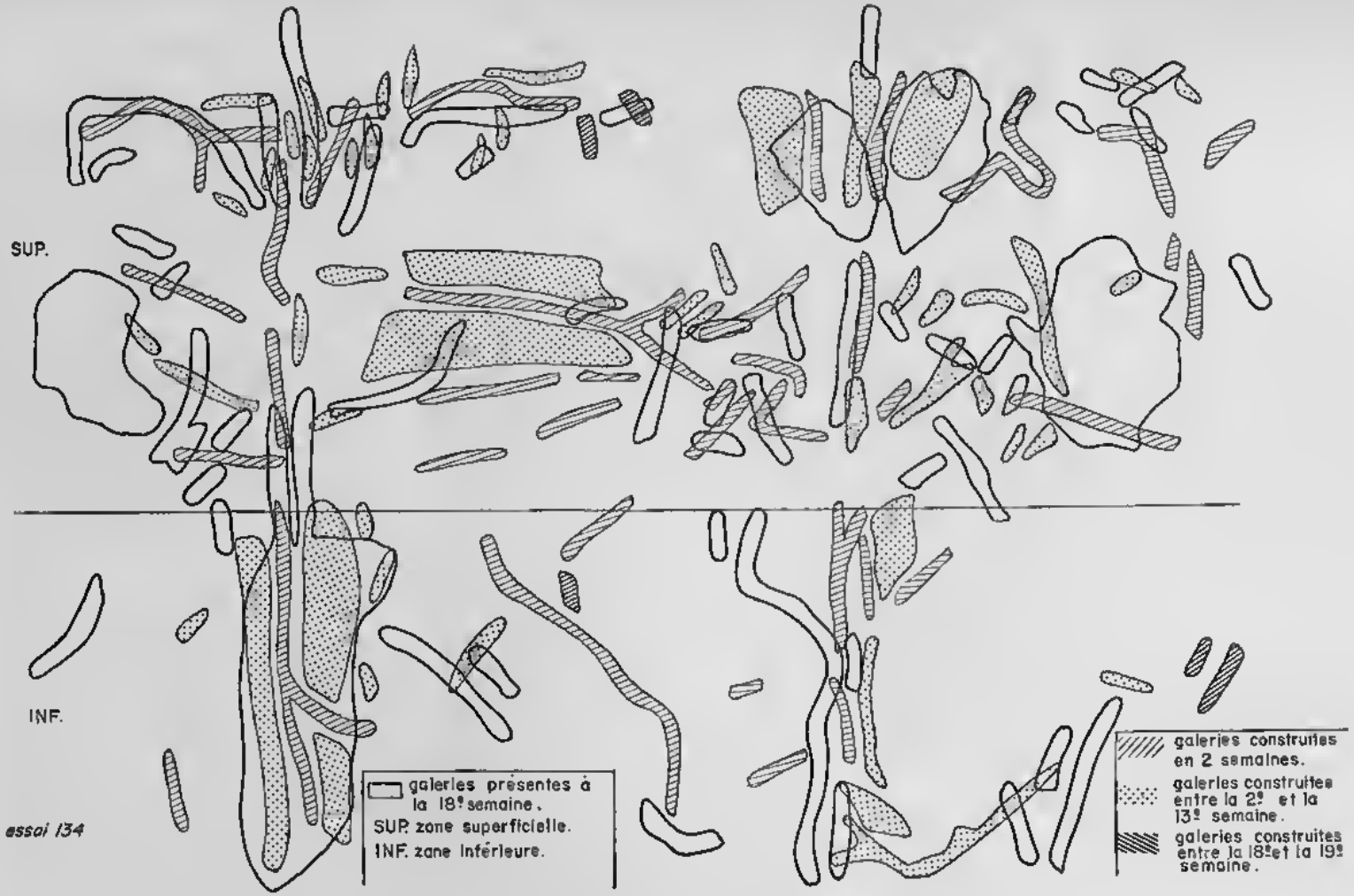


FIG. 14. — Galeries périphériques construites par *L. terrestris* en quatre mois et demi dans l'horizon B d'un sol de limon (comparer avec fig. 56).

Source : MNHN, Paris

Chaque étape est ainsi caractérisée par un plan qui illustre les résultats chiffrés représentant les nouvelles galeries et les galeries disparues. La superposition des plans de réseaux de galeries successifs donne une sorte de film du développement de la morphologie périphérique. Elle met aussi en évidence certains aspects des phénomènes qui n'apparaissent pas dans les tableaux de chiffres (tab. 39) et les courbes (fig. 55).

B. — MORPHOLOGIE INTERNE

Pendant toute la durée des élevages aucune mesure n'est possible à l'intérieur de la masse de terre. Toute la morphologie évolue sans laisser de traces de ses états successifs. Ce n'est qu'après l'arrêt des expériences qu'elle devient accessible.

1. Mesure.

La morphologie interne est évaluée par *le nombre* de galeries visibles sur des sections transversales à trois niveaux des élevages.

Après élimination des animaux par l'électricité, séchage et démoulage des élevages, les colonnes de terre sont coupées à la scie transversalement à *la moitié de chaque tiers* de leur hauteur. Pour situer la position des galeries internes par rapport aux galeries périphériques, les sections sont divisées en *trois secteurs :* central, intermédiaire et externe (fig. 15). Les comptages sont faits à l'aide de disques en cartons délimitant successivement chaque secteur. Les

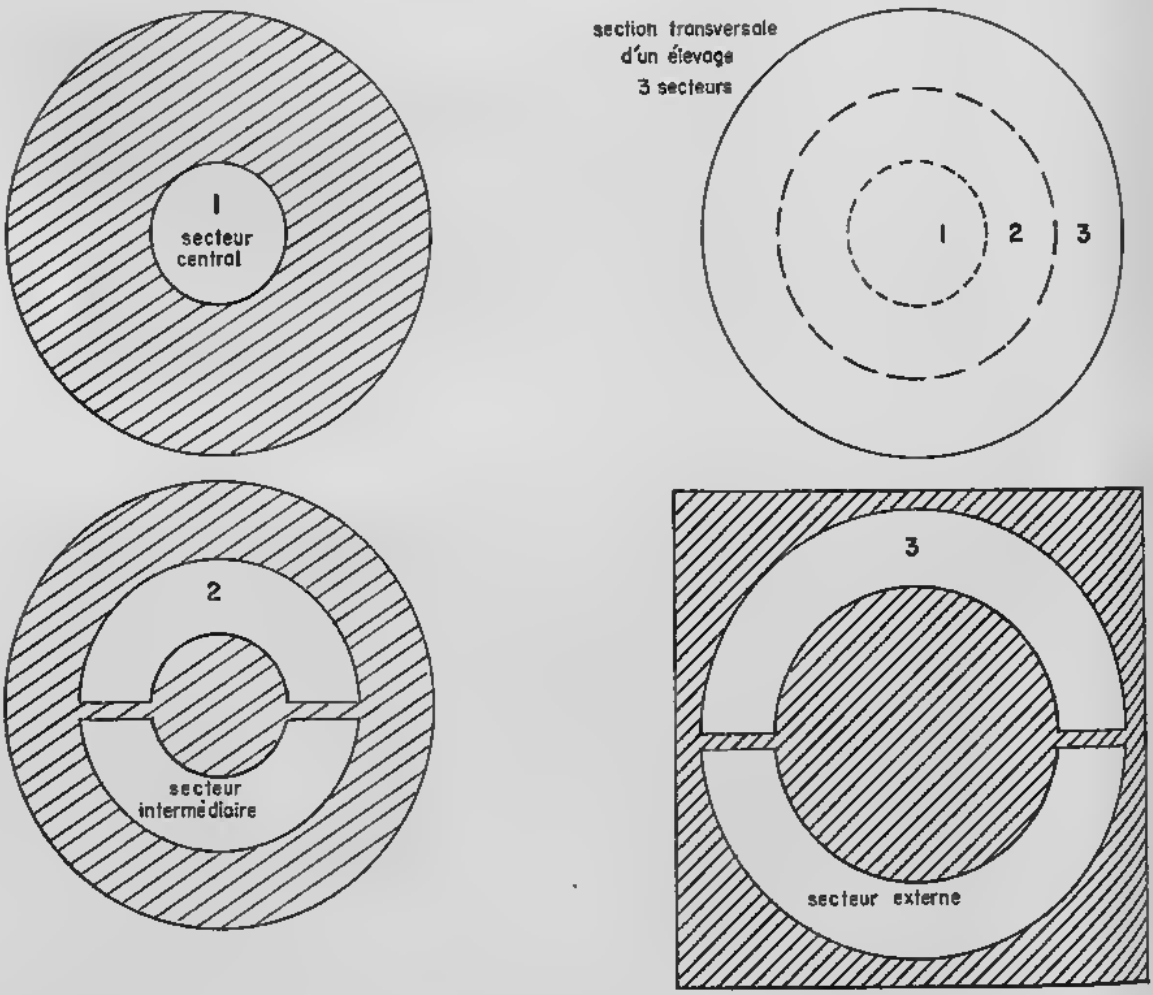


FIG. 15. — Caches pour l'évaluation de la morphologie interne.

Source : MNHN, Paris

galeries apparaissent ici surtout en section. Une galerie horizontale sur quelques centimètres, coupée longitudinalement, est comptée comme autant de sections de galeries coupées transversalement qu'elle pourrait recouvrir.

2. Comparaison avec la morphologie périphérique.

Il est difficile de comparer deux groupes de mesures basées sur des systèmes d'évaluation différents : les *longueurs* des galeries périphériques et le *nombre* de galeries internes. Le tableau 10, pour ne citer que quelques exemples, comprend des résultats obtenus en fin d'élevage par les deux méthodes. Il montre :

TABLEAU 10

MORPHOLOGIE PÉRIPHÉRIQUE ET INTERNE CONSTRUITES
par *A. icterica* en 1 mois (1)
Comparaison des résultats obtenus par deux méthodes d'évaluation du réseau de galeries

N°s Essais	22			23			24			25			26			27			28			29		
pH	8			8			7			7			6,8			6,8			4,2			4,2		
Secteurs ...	C	I	E	C	I	E	C	I	E	C	I	E	C	I	E	C	I	E	C	I	E	C	I	E
Zones																								
S cm.....	—	—	264	—	—	316	—	—	217	—	—	126	—	—	118	—	—	208	—	—	168	—	—	14
Nb.....	*?*	*?*	*?*	*6?*	*6?*	*6*	*6*	*8*	*11*	*1*	*0*	*3*	*0*	*6*	*12*	*0*	*12?*	*15?*	*4?*	*4?*	*12?*	*6*	*4*	*6*
M cm.....	—	—	198	—	—	297	—	—	168	—	—	103	—	—	66	—	—	115	—	—	86	—	—	80
Nb.....	*?*	*?*	*?*	*6?*	*6?*	*9?*	*0*	*0*	*4*	*0*	*0*	*2*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*4*	*4*	*2*	*2*	*0*
F cm.....	—	—	75	—	—	209	—	—	118	—	—	99	—	—	0	—	—	0	—	—	0	—	—	0
Nb.....	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*	*0*

Morphologie périphérique :
longueur (cm) des galeries sur les parois des élevages, exprimée par les chiffres droits.
Zone S de surface (0 - 7 cm)
M de moyenne (7 - 14 cm)
F de fond (14 - 21 cm)

Morphologie interne :
nombre (Nb) de galeries sur sections transversales, exprimé par les *chiffres en italique*.
Secteurs C central (rayon 0 - 3 cm)
E externe (rayon 6 - 9 cm)
I intermédiaire (rayon 3 - 6 cm)

? mesure approximative due à la fragmentation de l'échantillon.

1° la prédominance des galeries externes (secteur E);

2° une localisation de l'activité dans la zone de surface (zone S) contenant de la matière organique. Le nombre de galeries comme leur longueur y sont supérieures par rapport aux autres zones;

3° une diminution du nombre des galeries et de leur longueur en profondeur (zone F).

Ainsi, bien que leurs résultats ne soient pas numériquement comparables, ces deux méthodes permettent de *localiser* la zone de plus grande intensité du phénomène. Les significations écologique et pédologique de ces faits seront reprises dans la troisième partie avec l'ensemble des résultats.

Ceci montre que les modifications de la morphologie périphérique visibles par transparence et dues à l'activité des Lombricides varient dans le même sens que les modifications de la morphologie interne et qu'elles peuvent donc être considérées comme représentatives de l'ensemble des modifications morphologiques.

(1) Voir chapitre X, tableau 42.

Source : MNHN, Paris

C. — MORPHOLOGIE SUPERFICIELLE

L'aspect de la surface des colonnes de terre est constamment modifié par l'apparition de turricules (photo 7) ou rejets remontés des couches profondes par les vers et d'orifices de galeries, ainsi que par le développement de végétaux inférieurs (colonies bactériennes ou champignons).

La macromorphologie superficielle est caractérisée par : 1° la *quantité de turricules* exprimée en grammes, remontée en surface par jour ou par semaine selon les essais (fig. 34 et 43); 2° des photographies (photos 13, 22, 23) et des croquis de la surface des élevages montrant la répartition topographique des masses de turricules et des ouvertures des galeries.

Remarque : Il n'a pas été tenu compte systématiquement de la présence des végétaux et microorganismes qui se développent à la surface des élevages. Les matériaux utilisés ne sont ni stérilisés, ni caractérisés microbiologiquement. L'effet global des microorganismes sera envisagé par l'intermédiaire de témoins sans animaux (chap. VIII, D) et mis en évidence sur plaques minces par la microporosité (photo 15, chap. VII et VIII, C_2).

D. — LIMITES DES MÉTHODES MACROMORPHOLOGIQUES

Les méthodes que nous venons d'exposer permettent de situer les modifications du milieu initial, plutôt que d'évaluer la morphologie dans sa totalité.

Des fissures et des fentes dues à une dessiccation rapide et accidentelle (assèchement du plan d'eau, mauvais mastiquage du tube) peuvent modifier la morphologie initiale. Il n'en est pas tenu compte dans les évaluations.

Les erreurs sur la mesure des longueurs des galeries sont limitées par le marquage en couleurs différentes pour chaque relevé. Les erreurs sur le nombre de galeries des sections transversales sont moins importantes car les orifices sont très nets et souvent isolés, aucune confusion n'est possible. Toutefois, dans les zones très travaillées, le réseau de galeries fragmente l'échantillon de telle sorte qu'il est parfois difficile après séchage de le sortir entier du tube d'élevage. Dans ce cas, les mesures doivent être faites après reconstitution du monolithe. Les erreurs sont alors supérieures à celles faites sur la mesure de la longueur des galeries. Ceci est exprimé par un point d'interrogation dans le tableau 10.

Les méthodes d'évalution de la macromorphologie des élevages qui viennent d'être décrites sont simples et l'appareillage utilisé insignifiant. Il en est tout autrement de la méthode micromorphologique; elle nécessite, en effet, des appareils très perfectionnés, coûteux et l'apprentissage d'une technique.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

MICROMORPHOLOGIE

Les élevages terminés, la morphologie des milieux est étudiée au microscope polarisant sur des plaques minces. La morphologie est ainsi caractérisée avec plus de précisions et d'une manière plus globale. La méthode micromorphologique porte, en effet, sur l'étude de coupes longitudinales d'élevage et englobe à la fois les deux types de morphologie envisagés précédemment : périphérique et interne.

La méthode micromorphologique date d'une trentaine d'année (Kubiena 1938,. Son principe de base est l'*examen microscopique* du sol sur des *échantillons non perturbés*. A l'origine, cette observation se fait à la loupe binoculaire, complétée par des réactions microchimiques. Depuis les techniques se sont perfectionnées, les études se font actuellement aussi sur des échantillons de sol plastifiés. La méthode permet ainsi d'aborder de nombreux problèmes pédologiques, agronomiques, paléogéographiques, comme le montre les comptes rendus des deux premières réunions internationales. (Jongerius 1964, résumé dans Jeanson 1965).

La méthode micromorphologique (1) peut se résumer en deux phases principales : 1° la fabrication des plaques minces à partir des échantillons des milieux d'élevage; 2° leur interprétation. Les techniques de fabrication sont identiques à celles utilisées aux Pays-Bas. Tandis que les techniques d'interprétation (mesure de la porosité) ont été mises au point pour ce travail par suite du manque d'appareils automatiques.

A.— FABRICATION DES PLAQUES MINCES DU SOL (15 cm × 8 cm × 10 μ (1)

La fabrication se fait en trois stades : la plastification, le polissage et le sciage dont nous rappelons l'essentiel, les détails étant donnés dans une récente publication (Jongerius et Heintzberger 1963).

1. Plastification.

Elle consiste en une imprégnation progressive sous vide de l'échantillon de terre sécbée à l'air, par un mélange liquide d'une résine polyester, d'un solvant, d'un catalyseur et d'un accélérateur. Ce dernier est ajouté avant le remplissage des moules. Les proportions utilisées varient selon le temps nécessaire à la pénétration (une semaine à un mois), selon la taille de l'échantillon. Le mélange se polymérise progressivement en solidifiant la terre. Il se rétracte légèrement de sorte que le remplissage des moules doit être complété au cours de la plastification. La composition de divers mélanges plastifiants est donnée à titre indicatif au tableau 11.

Cette résine polyester est de fabrication allemande et porte un nom commercial. Toute autre résine polyester peut être utilisée à condition de toujours la dissoudre dans un solvant approprié généralement fourni par le fabricant avec le catalyseur et l'accélérateur correspondant. Il est toutefois important de choisir une résine très pure sans inclusions. Elles peuvent, en effet, polariser et superposer un fond aux éléments de la lame mince. L'Indice du Vestopal est N = 1,555 à 1,560.

2. Sciage.

La transparence des blocs de plastique facilite l'orientation des mottes. Le sciage peut ainsi se faire avec précision dans une direction déterminée. Des disques à concrétions métalliques diamantées et un système d'arrosage avec une

---

(1) Les plaques minces nécessaires à cette étude ont été réalisées grâce aux installations d'un laboratoire néerlandais de micropédologie (Institut de cartographie des Sols) dirigé par le Dr Ir A. Jongerius au cours de trois stages (1961 à 1964).

Ceci a permis à l'auteur de faire connaître et d'introduire en France le méthode micromorphologique dès 1961.

Source : MNHN, Paris

huile spéciale permettent une coupe rapide sans produire le gonflement des particules d'argile comme le ferait l'eau. Une tranche de 8 mm environ est ainsi coupée dans chaque bloc.

TABLEAU 11

COMPOSITION DU MÉLANGE PLASTIFIANT (en ml) (1)

	Imprégnation lente (1 mois) gros échantillons (> 30 cm³)	*Imprégnation rapide* (6 jours) petits échantillons (< 30 cm³)	*Remplissage* en cours de plastification	*Collage*
1. Vestopal H (résine polyester non saturée	1 500	350	100	10
2. Monostyrène (solvant)	1 000	200	—	—
*3. Cobalt octoate 1 % co (accélérateur)	2	1,5	0,25	0,1
*4. Cyclohexanon-peroxyde (catalyseur)	4	3	0,25	0,2

* Ne pas mélanger 3 et 4. Risque d'explosion.

(1) Pour température inférieure à 22°. Au-dessus utiliser la moitié de 3 et 4.

3. Polissage.

La surface sciée est polie mécaniquement avec une machine à rectifier les surfaces, puis à la main avec des poudres abrasives et pour finir avec une polisseuse recouverte de nylon spécial.

La face polie est collée sur une lame de verre. Après deux jours de séchage, la tranche de 8 mm peut être sciée une seconde fois pour accélérer le polissage de la deuxième face. Il reste ensuite à coller une lamelle après avoir vérifié la teinte de polarisation du quartz au microscope polarisant.

Dimensions. L'épaisseur de ces lames minces est de 10 à 30 µ pour l'étude de la structure et de 5 µ pour l'étude de certains cristaux en contraste de phase (ALTEMÜLLER 1964). Les autres dimensions sont 3 cm sur 2,5 cm et 15 cm sur 8 cm, selon l'importance de l'échantillon à étudier. Trois types de plaques sont utilisés pour ce travail :

1° 3 cm × 2,5 cm × 10 µ
15 cm × 8 cm × 10 µ } technique néerlandaise.

2° 20 cm × 10 cm × 50 µ technique allemande (BORCHERT 1966).

Sections polies. La confection de chaque plaque mince laisse un bloc plastifié. Poli sur une de ses faces, il rend possible l'observation à la *loupe binoculaire* des cavités du sol sous de nombreux angles et dans divers plans. Ceci permet de mieux situer la position de la plaque mince par rapport à l'ensemble de la morphologie interne de l'élevage. Une récente technique (KUBIENA, BECKMANN, GEYGER 1963) permet de colorer les matières plastifiantes et améliore encore la qualité de l'observation.

B. — CONCEPTS ET DÉFINITIONS

Le sol est formé de particules minérales et de débris organiques de taille variable. Les éléments minéraux dont les dimensions sont au-dessous de celles observables au microscope (2 µ) sont considérés comme de l'argile, au-dessus comme des limons et des sables. Les fractions fines ont des propriétés de cimentation dans les sols, elles s'associent aux fractions grossières de diverses façons qu'il s'agit de caractériser morphologiquement.

Source : MNHN, Paris

L'objet de la micromorphologie est de déterminer à l'échelle microscopique la nature, la forme et la distribution géométrique dans l'espace des constituants du sol, ainsi que leur mode d'association à divers niveaux. Les éléments minéraux donnent des indications sur la nature de la roche mère, leur forme et leur composition sur le processus d'altération. L'état de l'argile (floculée ou dispersée) renseigne sur la composition chimique des solutions du sol ainsi que sur les phénomènes qui ont contribué à la formation des assemblages.

1. A l'échelle élémentaire des particules, il y a lieu de considérer la façon dont les éléments les plus fins se cimentent aux éléments grossiers pour constituer « *l'assemblage élémentaire* » (allemand : Elementargefüge, anglais elementary fabric, KUBIENA 1938).

Cet auteur différencie divers types d'assemblages élémentaires. Il se base pour cela sur l'état des éléments fins et en particulier de l'argile qui peut être floculée ou dispersée, entre ou autour, des éléments grossiers minéraux ou organiques. Cette classification n'est pas utilisée pour la présente étude car les essais sont réalisés à partir d'un seul matériau de base, l'horizon B d'un sol de limon, présentant un seul type d'assemblage élémentaire.

Les éléments fins, sorte de ciment, peuvent avoir en lame mince deux aspects très différents, celui d'un *ciment amorphe* sans forme propre comblant l'espace entre les cristaux et les particules organiques, et celui d'un *ciment orienté* bien localisé (fig. 16).

> BREWER (1964) appelle le premier masse de base (anglais : basic masse, espagnol : massa basale), le second plasma et l'ensemble des deux matrices (anglais, espagnol : matrix) synonyme d'éléments fins, moule des éléments grossiers. Le plasma et la masse de base sont classés selon leurs propriétés optiques et leur mode d'association avec les minéraux et les débris organiques. La terminologie en est complexe, elle a rebuté de nombreux pédologues qui n'ont pas trouvé à l'échelle de la morphologie du profil la correspondance des faits micromorphologiques (voir JEANSON 1967). Seule la différence fondamentale entre ciment amorphe et ciment orienté est conservée pour la description des lames minces.

2. L'assemblage peut se poursuivre sans discontinuité notable comme dans le cas des croûtes calcaires ou ferriques, par exemple. Mais, le plus souvent, il est divisé en *fragments distincts du point de vue optique* et facilement séparable du point de vue mécanique. Ces fragments sont des *agrégats simples.* Il arrive que ces agrégats adhèrent les uns avec les autres, constituant ainsi des ensembles de particules élémentaires nettement séparables d'autres formations identiques. Ce sont lors des *agrégats secondaires* ou complexes. Des niveaux d'association plus élevés peuvent aussi exister et former des *agrégats tertiaires.*

Mais, à mesure que le degré de complexité augmente, il devient de plus en plus difficile de les identifier et c'est pourquoi nous nous contenterons de parler d'agrégats simples et complexes en indiquant, seulement quand c'est possible, le degré de complexité.

La forme des agrégats, l'état de leur contour ainsi que l'aspect des *pores* qui les séparent ont servi de base à une récente classification (BECKMANN et GEYGER 1965). Morphologique et génétique, elle apporte au concept de structure des critères facilement identifiables en lames minces. Cette classification est résumée dans la légende de la figure 16.

> D'après ces auteurs, dans le sol en place, *les formes arrondies* sont caractéristiques de l'activité animale. Ce sont les *agrégats grumeleux* (allemand Krümmel, espagnol : Grumos et les *cavités* (espagnol : cavidades). *Les formes anguleuses* sont dues à une action purement mécanique des forces de rétraction du sol : ce sont les *agrégats polyédriques* (espagnol : angulos) et les pores en forme de *fentes* (espagnol : grietas). Selon leur degré d'altération, le contour des agrégats et des pores peut être lisse ou rugueux.

3. Chacune des catégories d'agrégats a une façon particulière de s'associer. Elles forment ainsi des éléments de *structures primaires, secondaires, tertiaires* (BREWER 1964). Ces niveaux structuraux microscopiques sont schématisés à la figure 16 faite d'après une section de lame mince d'un milieu d'élevage. En s'élevant de proche en proche dans l'échelle spatiale des agrégats, il est possible de faire la liaison avec les sous-structures, les structures et les sur-structures macroscopiques (HENIN 1960), utilisées pour la description des profils.

La description des milieux d'élevage (chap. VII[e] et VIII[e]) montrera que les origines de ces diverses formes de pores est sensiblement identique, dans le milieu

Source : MNHN, Paris

horizon B d'un sol de limon tamisé à 2mm., milieu d'élevage de 2 L. terrestris pendant 6 mois.

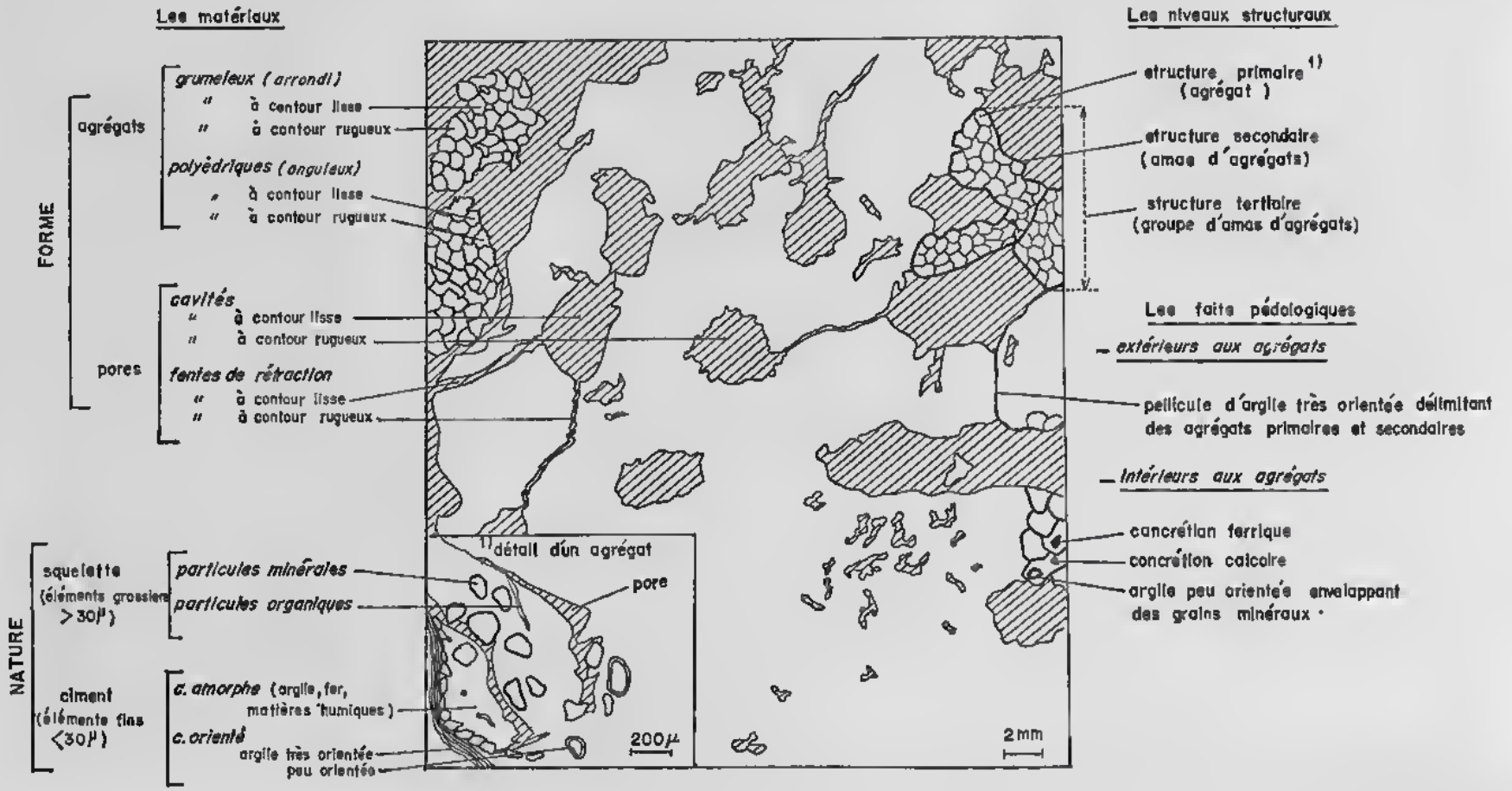


Fig. 16. — Schéma d'une lame mince de sol.

Source : MNHN, Paris

expérimental, à une exception près : celle des pores aux formes arrondies dues aux fermentations microbiennes et non à l'activité animale seulement.

Les termes de base rappelés ci-dessus sont devenus *classiques*. Utilisés sur le plan international pour toutes les études micromorphologiques, ils vont servir à définir le milieu initial avant l'élevage et le milieu final après l'élevage.

C. — DESCRIPTION DE L'ÉTAT INITIAL DES MILIEUX D'ÉLEVAGE

Des lames minces, des sections polies, faites dans les témoins, milieux subissant le même traitement que les élevages, mais ne recevant pas d'animaux, sont observées au microscope polarisant et à la loupe binoculaire. Elles donnent une image des divers milieux en début d'expérience et permettent de préciser : l'état des matériaux, leur mode d'assemblage et quelques phénomènes pédologiques.

1. Les matériaux.

Les matériaux sont ceux de l'horizon B d'un sol de limon et de la matière organique introduite.

a) Le squelette (éléments grossiers > 30 µ). Dans les essais *sans matière organique*, il est essentiellement minéral car les débris végétaux de surface n'atteignent jamais la profondeur de l'horizon B (0,60 à 2 m). Il est formé en majorité par des quartz altérés de taille 10 à 100 µ et de minéraux plus fins indéterminables, vraisemblablement des quartz très fins et de la chlorite. Les feldspaths et les minéraux lourds sont peu nombreux. Dans les essais *avec matière organique*, les particules de luzerne (200 à 500 µ × 100 à 200 µ) ou les particules de paille (0,2 à 5 mm) sont mélangées aux particules minérales à raison de 1 à 5 %.

b) Le ciment (éléments fins <30 µ). Entre les grains de quartz, le *ciment amorphe* est formé d'une substance jaune claire en lumière naturelle dans laquelle sont disséminés des grains minéraux indéterminables de 2 à 5 µ. Il correspond à un mélange d'argiles : illite avec des traces de kaolinite (déterminée aux rayons X Peoro 1966, communication orale) qui peut être plus ou moins teintée par de l'hydroxyde ferrique ou des matières humiques.

Par endroit le *ciment* est *orienté* (fig. 17), les particules d'argile rangées dans la même direction (Henin 1937) se caractérisent en lumière polarisée par une teinte polarisation du 2e ordre. Ce ciment orienté se trouve à deux endroits d'où sont généralement absents les éléments minéraux fins (limons) :

1° autour des grains du squelette en pellicule de 5 à 20 µ;

2° dans les zones d'illuvation où l'eau circule, transporte et dépose de l'argile. Le ciment est ici *très orienté* en des sortes de rubans sinusoïdaux, circulaires ou semi-circulaires de 50 à 80 µ de large et de 100 à 150 µ de longueur striés longitudinalement. Ces plages peuvent être en continuité ou en discontinuité avec le ciment orienté et le ciment amorphe. Le premier cas se rencontre dans les agrégats de la terre initiale qui n'ont pas été détruits par la préparation du milieu artificiel, le second dans les débris d'agrégats détruits.

2. Modes d'assemblages des matériaux.

a) L'assemblage élémentaire est sensiblement le même dans tous les milieux initiaux. Celui du matériel de base des élevages (horizon B) est conservé, les grains minéraux sont enveloppés dans un ciment argileux jaune ocre coloré par de l'hydroxyde de fer. La continuité entre le ciment et les grains minéraux est parfaite; elle est parfois interrompue par des concrétions d'oxyde ferrique (fig. 18) de 400 à 700 µ de diamètre par des minéraux indéterminables de très faible taille (2 à 5 µ).

Cet assemblage élémentaire est voisin de ce que Kubiena (1938) appelle « plectoamictique » : les grains de quartz ne sont pas jointifs et sont séparés par un ciment argileux amorphe. Ils tendent légèrement à se rapprocher lorsque les agrégats initiaux sont détruits par le remplissage sous l'eau.

Source : MNHN, Paris

b) La structure des milieux initiaux ou mode d'association des agrégats terreux varie beaucoup plus que l'assemblage élémentaire, en fonction de la taille des particules et du traitement que la terre a subi lors de la préparation du milieu. Avant la mise en place des essais, l'horizon B, tamisé au tamis de maille 2 mm, a une *structure primaire* formée d'agrégats <2 mm sans liaison entre eux simplement juxtaposés. Ce matériel va acquérir par suite du remplissage diverses *structures secondaires*. Les agrégats vont s'associer entre eux plus ou moins intimement en amas de plus grande taille (phot. 8, fig. 18) pour former soit :

1° une structure secondaire *lacunaire :* les agrégats ont un contour très net parfois associés par trois ou quatre, souvent faiblement jointifs. Ils laissent entre eux des grands pores ou lacunes (1/2 à 2 mm);

2° une structure secondaire *poreuse :* les agrégats ont un contour net. Ils sont jointifs et laissent entre eux des pores invisibles à l'œil nu (100 à 500 μ);

3° une structure secondaire *compacte :* le contour des agrégats est invisible, les pores pratiquement inexistants (10-100 μ).

Ces trois types de structures secondaires peuvent être présents dans le même milieu (photo 8) lorsque le remplissage du récipient d'élevage se fait à sec (chap. I, C, 3 *b*). Les agrégats se classent par taille et forment à chaque pelletée une zone ayant : à sa base les gros agrégats (1 à 2 mm), dans sa partie médiane, les agrégats moyens (1/2 à 1 mm), et dans sa partie supérieure les agrégats fins (<1/2 mm). Lors de l'humidification du milieu par ascension capillaire, l'eau pénètre dans les agrégats. Elle provoque leur gonflement, l'éclatement de certains d'entre eux et leur association. C'est ainsi (tabl. 12) que les gros agrégats se groupent par trois ou quatre en laissant entre eux une lacune (s. lacunaire), les agrégats moyens en laissant subsister entre eux des pores plus petits (s. poreuse) et les agrégats fins deviennent complètement jointifs (s. compacte).

TABLEAU 12

Structures du milieu initial
Relations entre les structures primaires, secondaires et tertiaire

Structures primaires	*Structures secondaires*		*Structure tertiaire*
Taille des agrégats (mm) au remplissage à sec	Epaisseur des strates (mm) après humidification		Epaisseur de la zonation (mm)
Gros agrégats (1-2) ——————>	S. lacunaire	10	20
Agrégats moyens (1/2-1) ——————>	S. poreuse	7	
Petits agrégats et particules fines (< 1/2) ——————>	S. compacte	3	

La superposition de ces trois types de structures secondaires lacunaire, poreuse et compacte, forme une *structure tertiaire* caractérisée par une zonation se répétant tous les 2 cm environ.

Les structures compactes et poreuses ont tendance à devenir plus importantes à la base des élevages par suite du tassement et de l'augmentation du gradient d'humidité.

Certains milieux ont une seule structure sur toute leur hauteur : la structure compacte. Ils sont dans ce cas préparés soit par un remplissage sous l'eau, soit par un malaxage humide avec de la luzerne (chap. I, C, 3 *b*) qui détruisent toute la structure primaire initiale, très peu de traces d'agrégat subsistent et la continuité de cette structure n'est interrompue que par quelques pores sphériques représentant des bulles d'air emprisonnées lors du remplissage. Ces petites cavités régulièrement sphériques sont identiques à celles produites par les dégagements gazeux dus aux fermentations de la matière organique introduite dans les milieux. Elle ne peuvent être différenciées à l'observation microscopique.

En fin d'élevage, l'étude micromorphologique se référera, pour chaque cas, aux deux types de milieux décrits ci-dessus : les milieux à *structure hétérogène ou zonée* et les milieux à *structure homogène ou compacte*. Elle mettra ainsi en évidence, pour chaque série d'élevages, les *niveaux structuraux* sur lesquels agissent les lombrics.

3. Faits micropédologiques.

Les phénomènes pédologiques qui se sont déroulés au niveau de l'horizon B dans le sol en place ont laissé des *traces* à l'échelle microscopique, tel est le cas

Source : MNHN, Paris

FIG. 17 *a*. — Concrétion ferrique.

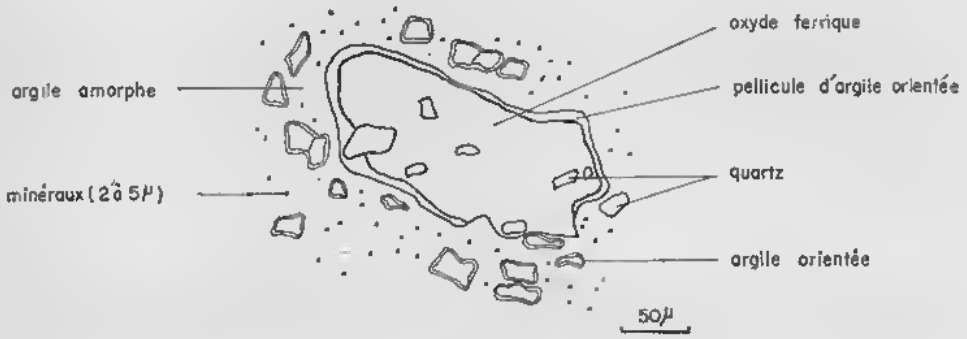


FIG. 17 *b*. — Détail du ciment.

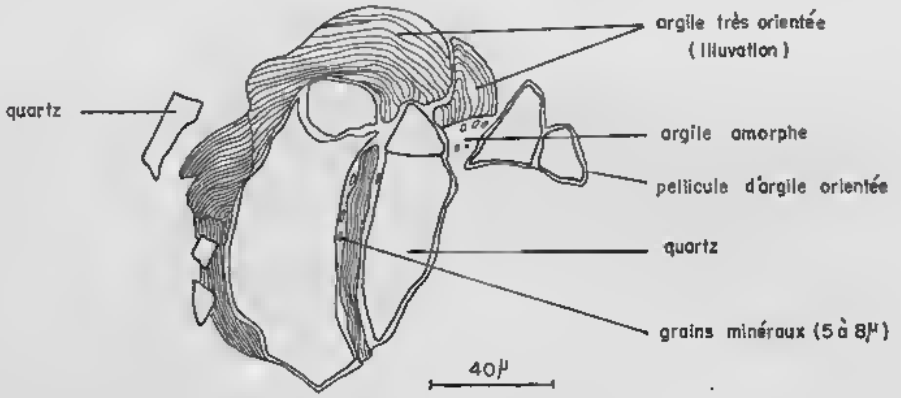


FIG. 17. — Faits micropédologiques.

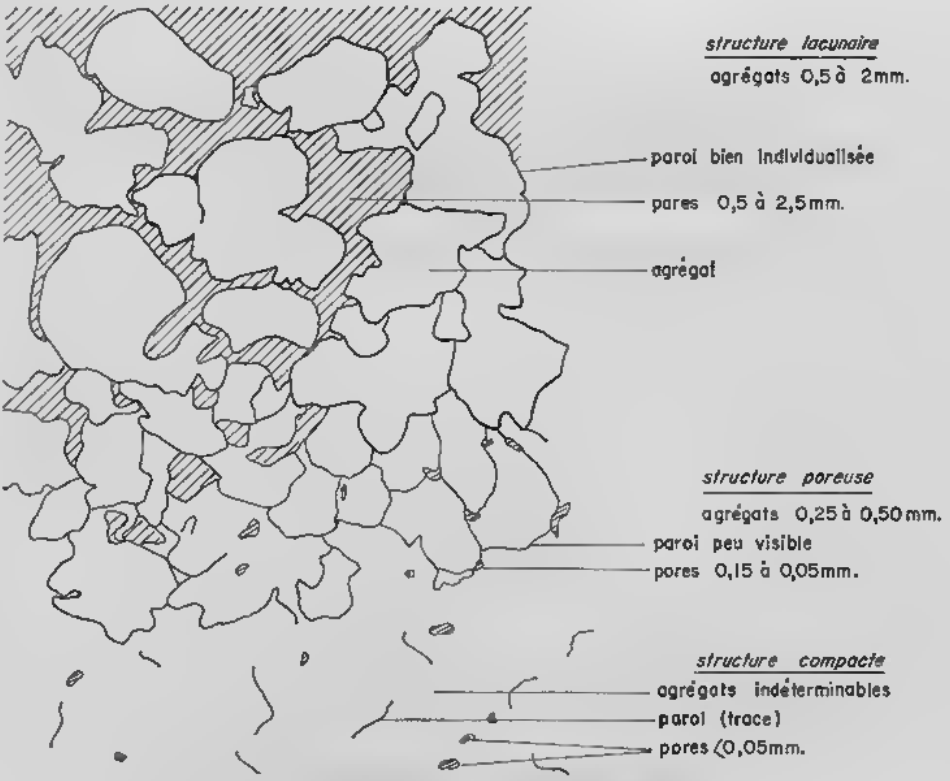


FIG. 18. — Structures secondaires du milieu initial.

Source : MNHN, Paris

des *concrétions ferrugineuses* (fig. 17 a), les *plages d'argile orientée* (fig. 17 f). Le milieu initial contient aussi quelques concrétions de carbonate de calcium. Ces faits micropédologiques seront décrits en fin d'élevage. Ils demeureront souvent inchangés mais parfois, ils seront *repris* dans des phénomènes pédologiques se déroulant dans le milieu artificiel et de même nature que ceux du sol en place. La part respective de chacun d'eux sera faite par l'analyse qualitative des lames minces lors de l'étude micromorphologique de chaque série d'essais (chap. VIII, C_2, fig. 45 à 53, photos 24 à 31).

D. — INTERPRÉTATION DES LAMES MINCES

L'observation des lames minces en lumière naturelle et en lumière polarisée permet non seulement de *décrire* des structures dues à la préparation du milieu à l'activité microbienne et à l'activité animale, mais aussi de *mesurer* la porosité du milieu.

1. Porosité.

La porosité peut être considérée comme *l'espace laissé libre* par les matériaux d'une masse de terre. Elle est fonction de la taille et de la forme des particules et de leur mode d'agencement, donc de la structure du sol.

Dans le milieu naturel, la porosité est une des caractéristiques physiques du sol les plus importantes. Elle conditionne la circulation de l'eau et de l'air dans le sol. Dans le milieu artificiel réalisé pour cette étude, la comparaison de la porosité initiale et de la porosité finale des élevages met en évidence un des aspects de l'action des lombrics sur la morphologie.

a) Principe de la méthode. Par suite de moyens limités, il a été impossible d'utiliser des appareis perfectionnés (1). Les mesures des pores se font sur des clichés négatifs des plaques minces au microscope polarisant (nicols croisés) (phot. 8, 15 et 16). Les longueurs sont représentatives des volumes (Henning 1958), la porosité peut donc être évaluée par la mesure des diamètres des pores.

Pour cela, les clichés des lames minces sont recouverts d'une plaque de plexiglas quadrillée par un réseau de mailles carrées de 5 mm de côté. Les pores sont classés en quatre catégories qui s'échelonnent sur photographie de 0,5 à 4 cm. Compte tenu du grandissement (4,3), ils correspondent sur les plaques minces aux divisions suivantes : (0 — 1,16 mm, 1,16 — 2,3 mm, 2,3 — 4,6 mm, 4,6 — 9,3 mm). Les plus petits pores (1,16 mm-2,3 mm) sont dus aux gaz dégagés par les *fermentations microbiennes*, ou aux intervalles entre les particules terreuses, les autres à l'activité des lombrics (*galeries et loges d'habitation*).

TABLEAU 13

Mesure de la porosité sur clichés (exprimée en %)
Comparaison des résultats obtenus pour une même zone avec trois techniques.

Taille des pores en mm sur photo (x 4,3)	< 5	5-10	10-20	20-40	> 40	Porosité totale
1. Evaluation par le nombre de points du réseau dans chaque pore	1,3	2,6	5,1	0,5	0	9,52
2. Evalution par le diamètre des pores	0,9	3,2	6,9	0,7	0	11,7
3. Evaluation par pesée.	0,5 environ pores non découpés	3,6	4,2	0,3	0	9,9

(1) Selon la méthode néerlandaise, la porosité s'évalue soit directement sur plaques minces à l'oculaire intégrateur (Zeiss, Bulletin technique n° 40, p. 195, soit sur des agrandissements photographiques de ces plaques à l'analyseur de particules (Schluor 1959).

Source : MNHN, Paris

b) Mise au point de la méthode. L'évaluation de la porosité sur des clichés peut se faire de trois manières (tabl. 13) :

1° par la longueur des droites horizontales du réseau intersectant les pores. Ce qui peut être appelé diamètres des pores à divers niveaux. Un exemple de calcul est donné plus loin (chap. V., C 2);

2° par le nombre de sommets de mailles (points du réseau) contenus dans chaque catégorie de pores;

3° par la surface occupée par les pores sur les clichés, elle est obtenue par pesées.

L'évaluation de la porosité par la mesure des diamètres donne des résultats supérieurs aux autres modes d'environ 15 %. Mais, une telle surestimation de la porosité n'intervenant pas dans des mesures comparatives, c'est cette technique facile et rapide qui a été choisie.

2. **Microsondage électronique** (1).

L'observation microscopique est parfois insuffisante pour déterminer la nature de certains précipités situés concentriquement par rapport aux parois des galeries (phot. 15). A l'aide de la microsonde électronique de Castaing (1951) des déterminations qualitatives et quantitatives sont en cours pour mettre en évidence un oxyde de fer et un carbonate de calcium...

Employée pour la *première fois sur des lames minces de sol*, la microsonde permet des investigations microscopiques *non destructives* sur des structures particulièrement délicates et complexes. Elle donne ainsi à la Micromorphologie du sol de nouvelles possibilités pour aborder les problèmes pédozoologiques.

Le principe de cette nouvelle méthode va être résumé brièvement pour mémoire. C'est un dosage d'éléments en trace basée sur la spectroscopie X. La *microsonde* de Castaing permet par :

1° une optique électronique de diriger un fin faisceau d'électrons sur l'échantillon étudié qui, par excitation directe, émet des radiations caractéristiques des éléments chimiques qu'il contient.

2° quatre spectromètres a rayons x, chacun d'eux affecté à un certain domaine de la longueur d'onde,

— de caractériser les raies, des éléments de l'échantillon (la racine carrée de leur fréquence étant reliée au numéro atomique de l'élément chimique émetteur, loi de Moseley);

— de mesurer l'intensité des raies par un compteur de photons X pour évaluer quantitativement les éléments.

3° un microscope électronique de choisir avec précision les points à analyser d'un microvolume (μ 3) ou les plages balayées (500 μ × 500 μ) par le faisceau d'électrons.

La microsonde évalue ainsi, qualitativement et quantitativement, tous les éléments chimiques de numéro atomique supérieur à 11 (Sodium à Uranium). Le dosage simultané de plusieurs éléments est rendu possible par le recouvrement de certains domaines de la longueur d'onde par deux spectrophotomètres. En outre, le *balayage électronique* donne une *image* de la répartition qualitative de divers éléments de l'échantillon.

E. — COMPARAISON DES MÉTHODES

L'état morphologique d'un milieu d'élevage en fin d'expérience peut donc être caractérisé de plusieurs manières : 1° par sa macromorphologie périphérique; 2° par sa macromorphologie interne; 3° par sa micromorphologie interne. Le tableau 14 compare pour quelques élevages les résultats obtenus par 1° et 3°.

(1) Etude en cours au Bureau de recherche géologique et minière (Paris).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 14

COMPARAISON DE LA MORPHOLOGIE PÉRIPHÉRIQUE ET DE LA MORPHOLOGIE INTERNE APRÈS ÉLEVAGE

N°° des essais		57	59	69	73	89	55
Longueur des galeries périphériques (en cm).	Sup.	40	66	76	40	27	95
	Inf.	5	75	20	70	12	37
Porosité interne en % sur photographies.	Sup.	19,5	10,6	20,9	8,0	28,2	8,2
	Inf.	16,2	21,2	8,1	24,3	16,1	8,9

Sup. : moitié supérieure de l'élevage (10,5-21 cm). Inf. : moitié inférieure (0-10,5 cm)

Il n'est pas possible de comparer la longueur des galeries périphériques en centimètres à la porosité interne évaluée en pour cent. Cependant, si les deux sortes de résultats ne sont pas proportionnels, ils vont dans le *même sens* et localise le maximal de l'activité des lombrics.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE V

MÉTHODES COMPLÉMENTAIRES

Les méthodes exposées dans ce chapitre permettent de préciser les relations entre les structures dues à l'activité des Lombricides et certains caractères physiques et chimiques du milieu artificiel. Elles apportent un complément d'information et mettent en évidence les constituants minéraux et organiques ainsi que la stabilité de leurs modes d'association, propriété agronomique fondamentale.

Certaines techniques ont été spécialement mises au point pour l'étude des échantillons des élevages, elles seront *décrites;* d'autres sont classiques et empruntées à la minéralogie ou à l'agronomie, elles sont simplement *citées.*

Appliquées aux turricules, aux parois des galeries de vers et aux parties non travaillées des élevages, ces méthodes complémentaires vont permettre de voir *à quelles modifications physico-chimiques correspondent le nouvel état morphologique.*

A. — ÉTAT DES CONSTITUANTS MINÉRAUX

1. **La nature minéralogique** des constituants est déterminée au microscope polarisant par les techniques classiques et accessoirement par une analyse aux rayons X des argiles (Brown 1961).

2. **L'analyse granulométrique.** Elle classe les constituants minéraux selon leur taille, elle consiste en une série de sédimentations successives des particules d'un échantillon après destruction des agrégats terreux par une solution dispersante. La description de cette technique a été faite par Demolon (1952), le sens et l'interprétation de divers résultats ont été précisés par Henin (1960).

Six classes de particules de 0,002 à 2 mm sont ainsi définies et caractérisent la *texture* des diverses parties du milieu d'élevage. La texture peut être « argileuse » si les particules inférieures à 0,002 mm prédominent « limoneuse » si la classe comprise entre 0,002 et 0,02 mm est la plus importante et enfin « sableuse » si les sables de 0,02 à 2 mm ont un poids supérieur aux autres catégories (tabl. 25).

B. — ÉTAT DE LA MATIÈRE ORGANIQUE

La matière organique introduite dans les milieux d'élevage, se retrouve particulièrement malaxée dans les turricules et dans les galeries où son évolution physico-chimique et biochimique semble devoir être, a priori, différente de ce qu'elle est dans la terre qui n'est pas passée par le tube digestif des vers.

Les échantillons sont, tout d'abord, étudiés par une méthode qui permet de séparer par densité la matière organique ayant conservé sa structure végétale, de la matière organique décomposée et liée à la matière minérale. Les teneurs en carbone et en azote de chacune de ces deux fractions sont ensuite déterminées. Les acides aminés et des acides humiques sont séparés dans quelques cas.

1. Fractionnement par densité de la matière organique.

Les matières organiques du sol, d'origine végétale et animale, montrent à l'examen optique l'hétérogénéité de leurs constituants. Elles se présentent sous deux aspects : une forme grossière faite de *débris à structure organisé, libre* par rapport à la terre et une *forme sans structure* visible, de couleur sombre et *liée* (1) au support minéral. Cette observation amène Henin et Turc (1949) à proposer une séparation de ces deux types de matière organique avant toute étude sur leur nature chimique.

(1) Complexe argilo-humique ou organo-minéral.

Source : MNHN, Paris

a) Le principe de cette méthode repose sur la différence de densité entre les matières organiques libres (densité voisine de 1) et les matières organiques liées au support minéral (complexe organominéral de densité supérieure à 2). Le fractionnement est obtenu par immersion de l'échantillon dans un liquide de densité intermédiaire entre celles des deux fractions.

> Les agrégats de la terre séchée à l'air et tamisée à 2 mm, sont détruits par un broyage mécanique suivi d'un tamisage à 500 µ. Les débris organiques réduits en fines particules sont ainsi libérées des agglomérats terreux. Une prise d'essai de 1 à 5 g est versée dans un liquide densimétrique, mélange de bromoforme et de benzène, de densité 2.

La séparation peut se faire soit dans le champ de la pesanteur dans des béchers (Henin et Turc 1949) ou des entonnoirs (Jeanson 1960 c), soit dans un champ de gravité beaucoup plus intense (1 000 g) dans des tubes de centrifugeuse (Monnier, Turc et Jeanson 1962).

b) La technique de fractionnement mise au point pour cette étude utilise des entonnoirs à décantation (fig. 20) ayant un cône allongé et un robinet rodé à large ouverture. Les photographies 9 à 11 montrent l'aspect de quelques fractions obtenues à partir d'une rendzine par des liquides organiques de densité différente. Les détails sur les manipulations, la comparaison avec la technique des béchers sont donnés dans une note antérieure (Jeanson 1960 c).

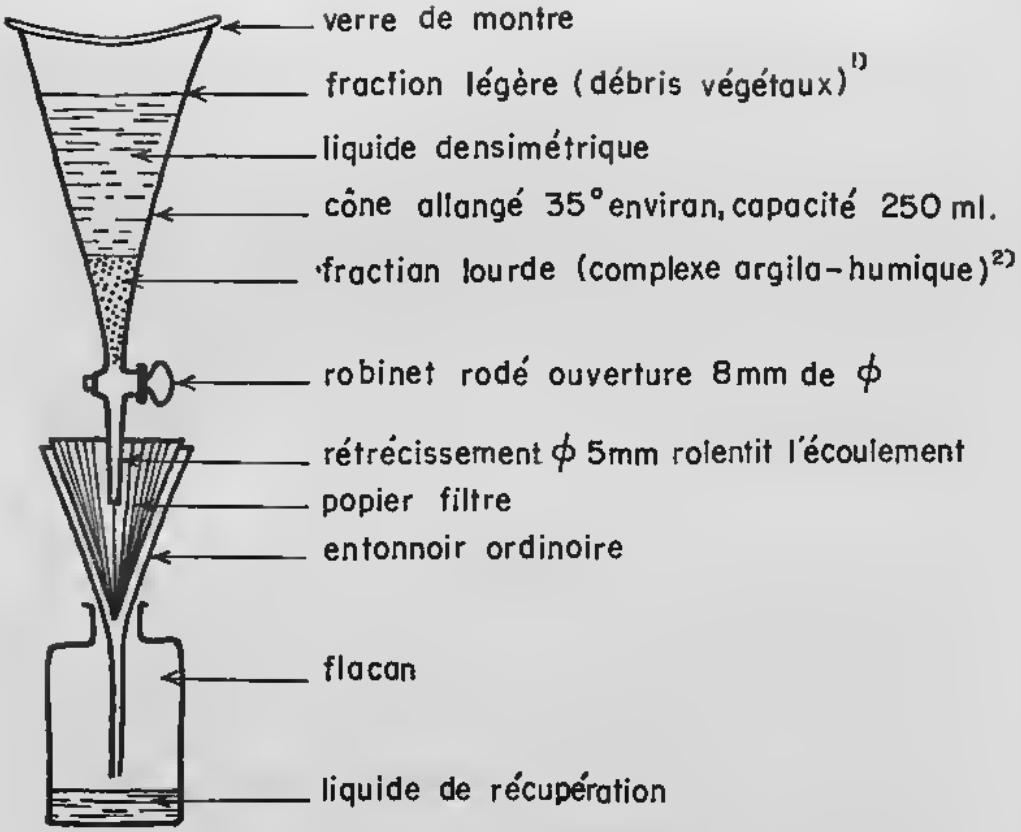


Fig. 19. — Entonnoir à décantation.

L'une des fractions ainsi séparées flotte sur le liquide densimétrique, elle est appelée fraction légère ou libre. L'autre fraction entraînée au fond par les particules minérales est appelée fraction lourde ou liée. Elle correspond au *complexe argilo-humique* qui confère au sol des propriétés caractéristiques. Le tableau 15 en donne un exemple.

(1) Voir photo 9.
(2) Voir photo 10.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 15

FRACTIONNEMENT DANS DES ENTONNOIRS A DÉCANTATION D'UNE TERRE DE LIMON FUMÉE
Poids des fractions exprimées en mg pour un échantillon de 5.000 mg.

Essais n°°	Fraction lourde d > 2	Fraction légère d < 2
1.	4.869	20
2.	4.867	16
3.	4.854	35
4.	4.861	35
5.	4.875	36
6.	4.910	18
7.	4.879	26
Moyenne	4.873	26,56
Ecart moyen	12,14	7,40

L'erreur sur la fraction légère peut paraître importante, mais il ne faut pas perdre de vue que la prise d'essai est de 5.000 mg. Pour les fractionnements en bécher, TURC indique une formule d'estimation des erreurs. « En général, si M est la masse de la fraction la plus forte et m celle de la fraction la plus faible, l'erreur absolue maximale sur chacune de ces deux masses sera :

$$\frac{M}{200} \div \frac{10}{m}$$
$$200 \qquad m$$

si par exemple un échantillon de 5 g est fractionné en 1.000 mg et 4.000 mg, on compte 1.000 mg ± 120 mg et 4.000 mg ± 120 mg. » Si on applique cette formule à la terre de limon fumée l'écart maximal serait de 27 mg environ, elle est de 10,6 mg avec la séparation dans les entonnoirs. Cette technique semble donc améliorer sensiblement les résultats de la fraction légère. Il nous est arrivé d'obtenir une meilleure reproductibilité même avec des échantillons contenant une fraction légère plus faible que celle de la terre de limon fumée. Les résultats figurent au tableau 16.

TABLEAU 16

FRACTIONNEMENT DANS DES ENTONNOIRS A DÉCANTATION D'UNE TERRE SOUS PRAIRIE
Résultats exprimés en milligrammes pour 5.000 mg.

Essais n°°	Fraction lourde d > 2	Fraction légère < 2
1.	4.875	11
2.	4.920	11
3.	4.927	10,5
4.	4.935	11
Moyenne	4.914	10,8
Ecart moyen	19,7	0,22

Par cette méthode, nous avons pu suivre *l'évolution* de la *matière organique* introduite dans le milieu d'élevage (chap. VII, D) parallèlement au phénomène de stabilisation de la structure (chap. VIII, D) faire la différence entre l'action des Lombricides et l'action des agents microbiens toujours superposés dans le milieu naturel (chap. VIII, D).

2. Caractérisation des fractions : dosages du carbone et de l'azote.

Le fractionnement par densité est complété par des dosages de carbone organique total et d'azote total faits sur le même échantillon.

La teneur en matière organique de chacune des fractions est évaluée par un dosage de carbone organique. C'est en réalité un dosage d'un pouvoir réducteur qui est, par l'intermédiaire d'un coefficient empirique transformé en taux de carbone (ANNE 1945).

L'azote organique comme le carbone organique sont déterminés sur deux aliquotes de la même attaque sulfo-chromique (ANSTETT 1959). La minéralisation de l'azote dans ces conditions, ne représente que 95 % de l'azote obtenue par la technique de KJELDAHL (TURC, communication orale) mais il est possible de lui appliquer un terme correctif (1,04) pour obtenir l'azote KJELDAHL. Les erreurs sur le rapport C/N sont ainsi considérablement diminuées par ces dosages simultanés sur le même échantillon.

Source : MNHN, Paris

3. Acides humiques : observation au microscope électronique.

Pour étudier qualitativement et tenter de mettre en évidence au microscope électronique certains acides humiques de la terre travaillée par les lombrics, certains turricules sont traités selon la méthode de Bremner (1949).

L'extraction des acides humiques se fait par une solution de pyrophosphate tétrasodique ramené à pH 7 en ajoutant de l'acide orthophosphorique. Ils sont précipités dans l'extrait par So_4H_2 dilué de moitié, puis centrifugés. Le culot contenant les acides humiques est dissout par AmoH N/10, puis reprécipité par So_4H_2 N/100 pour obtenir une préparation plus homogène.

L'observation au microscope électronique se fait sur le précipité que l'agrandissement photographique porte à des grossissements de 18.000 à 36.000 fois phot. 21, chap. VIII D).

C. — LA STABILITÉ STRUCTURALE

La stabilité structurale d'une terre est *l'aptitude de sa structure de résister aux agents de dégradations* (pluie, travaux culturaux...). Dans le milieu naturel, une terre stable conserve sa structure et garde une bonne porosité, conditions de son aération et de son drainage.

Pour évaluer, en laboratoire, la permanence d'un état structural donné, le processus de dégradation est mesuré sur des *modèles* du phénomène. Ils font dans des conditions standards intervenir l'eau sur des fragments de terre. La méthode de mesure de la stabilité structurale est basée sur les travaux de Henin, Monnier, Combeau (1958) et plus particulièrement sur le test d' « analyse d'agrégats ». Ce *test simplifié* est appliqué aux échantillons du milieu d'élevage; la terre des turricules est ainsi comparée à la terre non travaillée par les vers (chap. VIII, D).

1. Principe et description du test d' « analyse d'agrégats ».

La stabilité structurale est mesurée par la résistance des agrégats à la destruction par l'eau à la suite d'une série de tamisage dans des conditions conventionnelles.

L'échantillon est séché à l'air et passé sur un tamis à mailles carrées de 2 mm. Pour que la prise d'essai soit représentative, plusieurs prélèvements sont faits sur l'ensemble de l'échantillon.

La prise d'essai subit un *pré-traitement* par une imbibition progressive au *benzène* ou à l'alcool éthylique suivie d'une submersion brutale par de l'eau distillée et d'un repos d'une demi-heure. Le volume est ajusté à 300 ml et agité 20 fois, par retournement dans un Erlenmeyer (700 ml).

Vu les faibles échantillons disponibles (turricules de certains essais), les normes de cette technique sont modifiées. Sur des prises d'essai de 200 à 500 mg, les prétraitements sont faits avec 1/2 et 1 ml d'alcool ou de benzène directement dans des flacons capsulés de 15 ml suivi, 5 minutes après, d'une immersion dans 10 ml d'eau distillée.

TABLEAU 17

Mesure de la stabilité structurale sur des petits échantillons (essai n° 90)

Erreur relative	Erreur absolue	Moyenne	Agrégats stables %	Prétraitement	Poids de l'échantillon mg
			80,7	eau	200
			80,5	eau	200
1,6	1,28	81,29	81,0	eau	200
			82,57	eau	200
			81,70	eau	200
			95,10	alcool	200
0,9	0,80	94,30	93,50	alcool	200
			93,68	alcool	500
0,4	0,34	93,68	93,84	alcool	500
			93,54	alcool	500

Source : MNHN, Paris

Les résultats d'une série d'essais (tabl. 17) montrent que l'écart maximal avec la moyenne des mesures varie entre 0,34 pour les échantillons de 500 mg et 0,8 — 1,3 pour ceux de 200 mg.

2. Tamisage mécanique.

Il est réalisé par l'appareil de Feodoroff (1960) qui imprime à un tamis de 200 µ un mouvement hélicoïdal alternatif de vitesse définie. (30 plongées en 30 secondes) 10 plongées suffisent pour les prises d'essai de 200 et 500 mg. La toile du tamis reste immergée dans l'eau d'un cristallisoir pendant toutes les phases du mouvement. Les agrégats « stables » restés sur la toile du tamis sont rassemblés dans une capsule, séchés à l'étuve (105°) et pesés. Les résultats s'expriment par le pourcentage d'agrégats stables.

Le test le plus utilisé pour l'étude de la stabilité des turricules est le tamisage après pré-traitement au benzène. Le taux d'agrégats stables obtenus par ce procédé est, en effet, celui qui permet la comparaison la plus sensible des échantillons riches en matière organique (Monnier 1965). Le benzène non miscible à l'eau se fixe sur cette matière organique, ceci rend la terre moins mouillable et plus stable. L'inverse se produit avec des échantillons pauvres en matière organique.

L'ensemble de ces techniques (1) : stabilité structurale, fractionnement par densité, dosage de carbone et d'azote organique, séparation d'acides humiques et d'acides aminés permettent de mieux caractériser les différentes structures mises en évidence par l'étude morphologique et de préciser ainsi, l'action des lombrics sur les propriétés physiques et chimiques du milieu d'élevage. C'est ce que vont montrer les résultats groupés dans la troisième partie.

(1) Toutes ces techniques n'ont pas systématiquement été appliquées à tous les milieux d'élevage. Elles ont été mises au point progressivement, au fur et à mesure de l'apparition des problèmes, de l'amélioration des moyens matériels et de l'initiation à de nouvelles techniques.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TROISIÈME PARTIE

MORPHOLOGIE EXPÉRIMENTALE

Les résultats de cette troisième partie mettent en évidence des transformations morphologiques des milieux d'élevage dues à l'activité des lombrics ainsi que leurs relations avec quelques propriétés agronomiques de ces milieux.

Dans les milieux artificiels réalisés, nous avons fait varier :

1° les *conditions biochimiques* par la nature de la matière organique introduite;

2° les *conditions physico-chimiques* par le pH. Les conditions expérimentales ainsi obtenues représentent toute une gamme de biotopes schématisés (fig. 20) qui se rapprochent du milieu naturel. Chaque élevage est répété deux ou trois fois et un milieu témoin sans animaux est soumis aux mêmes conditions climatiques artificielles. Les Lombricides des deux espèces (*Lumbricus terrestris* et *Allolobophora icterica*) sont utilisés selon leur abondance dans la nature au moment de leur mise en élevage.

Les « modèles » expérimentaux sont étudiés morphologiquement en cours et en fin d'élevage. Les structures mises en évidence et dues à l'activité des lombrics sont comparées à celles du milieu environnant qui n'a pas été brassé par les vers.

Les résultats sont comparés aux données du milieu naturel figurant dans la littérature.

VARIATIONS DES CONDITIONS BIOCHIMIQUES

L'étude de la morphologie des milieux résultant des variations des conditions biochimiques sera faite sur *cinq séries* d'élevages : sans matière organique, avec luzerne, avec luzerne et calcaire, avec paille, avec paille et azote (fig. 20). Le premier cas se rencontre dans les terres pauvres en débris végétaux comme l'horizon B des sols de limon. Les autres dans les sols agricoles lors de l'enfouissement des engrais verts et des pailles.

Source : MNHN, Paris

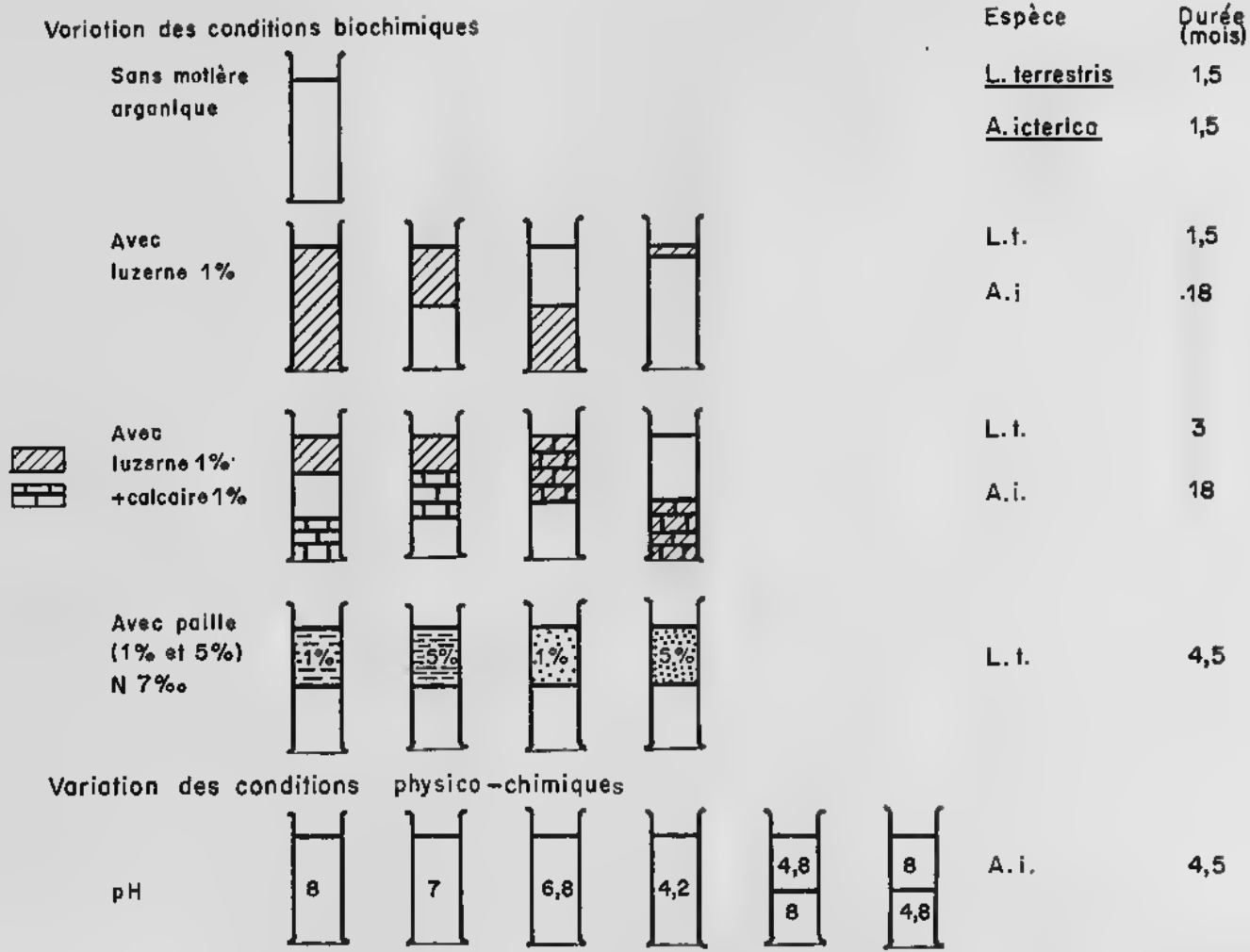


FIG. 20. — Milieux d'élevage dans de l'horizon B d'un sol de limon.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VI

MILIEU SANS MATIÈRE ORGANIQUE

Les données écologiques montrent que les populations de Lombricides sont souvent plus importantes aux endroits où se localisent les débris végétaux, sous les litières (Ronde 1960), par exemple. Les observations agronomiques coïncident et signalent que dans ces zones le brassage des matières organiques et minérales est maximal. Inversement, en l'absence de matière organique, il y a fréquemment disparition des lombrics et de toute la faune, par suite du manque de substances nutritives, c'est le cas de certains sols érodés (Altavinyte 1963).

Compte tenu de ces considérations, absence de faune en l'absence de débris organiques, les essais de ce chapitre peuvent paraître complètement artificiels. Mais, leur but est de mettre en évidence l'activité des Lombricides en l'absence de matière organique et de caractériser la morphologie qu'ils réalisent dans ces conditions. Ceci servira d'éléments de comparaison pour les séries d'élevages suivants, enrichis en matière organique.

A. — CONDITIONS GÉNÉRALES DES ESSAIS

Les élevages réalisés portent sur douze essais. Ils ne représentent pas à proprement parler une série complète. Ils n'ont pas été, en effet, installés pour une étude systématique de l'activité des Lombricides en l'absence de matière organique. Les résultats, toutefois, indiqueront les *tendances* des modifications morphologiques en fonction de l'espèce, du nombre d'individus et du temps d'élevage.

Ces élevages étaient à l'origine destinés à essayer l'appareil extracteur de vers par l'électricité (type laboratoire, chap. II, A) et à filmer le comportement des lombrics sous l'action du courant électrique.

Tous ces essais sont identiques au modèle type (chap. I, B), les tubes sont remplis avec de la terre (horizon B) tamisée à 2 mm et humidifiée par ascension capillaire par un plan d'eau constant (3 cm).

Le nombre de vers mis en élevage varie de 1 à 6. Ils appartiennent aux espèces *L. terrestris* et *A. icterica*. La durée des essais varie de un mois et demi à cinq mois.

B. — PHYSIONOMIE DES ÉLEVAGES

Les lombrics déposés en surface développent leurs réseaux de galeries, tout d'abord, dans la moitié supérieure de la colonne de terre. Progressivement, les galeries périphériques gagnent la profondeur. Au bout de quelques jours, elles atteignent le plan d'eau. La densité de galeries augmente ensuite sans cesse, sur toute la hauteur de l'élevage sans qu'il semble y avoir de zone préférentielle, comme dans le cas où il y a apport local de matière organique (chap. VII à IX).

Après quelques mois d'élevage, il arrive que la densité soit telle que les galeries sont presque jointives. L'épaisseur des galeries varie avec l'espèce et avec la fréquence du passage de l'animal au même endroit. Elle est de 5 à 6 mm pour *L. terrestris* et de 3 à 4 mm pour *A. icterica*. Certains trajets peu empruntés disparaissent et ceci d'autant plus rapidement qu'ils sont situés dans la moitié inférieure. Ce tassement est dû à la plus forte humidité qui règne dans cette partie de l'élevage, proche du plan d'eau.

La figure 21, établie d'après photo, montre la différence morphologique qui existe entre un milieu sans matière organique (essai 141) et un milieu enrichi de 1 % de glucose et de 1 % de peptone (essai 140).

Les galeries périphériques construites par six *L. terrestris* en 8 mois, dans de la terre de l'horizon B d'un sol de limon, sont représentées sur une seule face des élevages, réalisés ici en cuve. Des phénomènes de localisation analogues s'observent en présence de luzerne et de paille (chap. VII à IX).

Source : MNHN, Paris

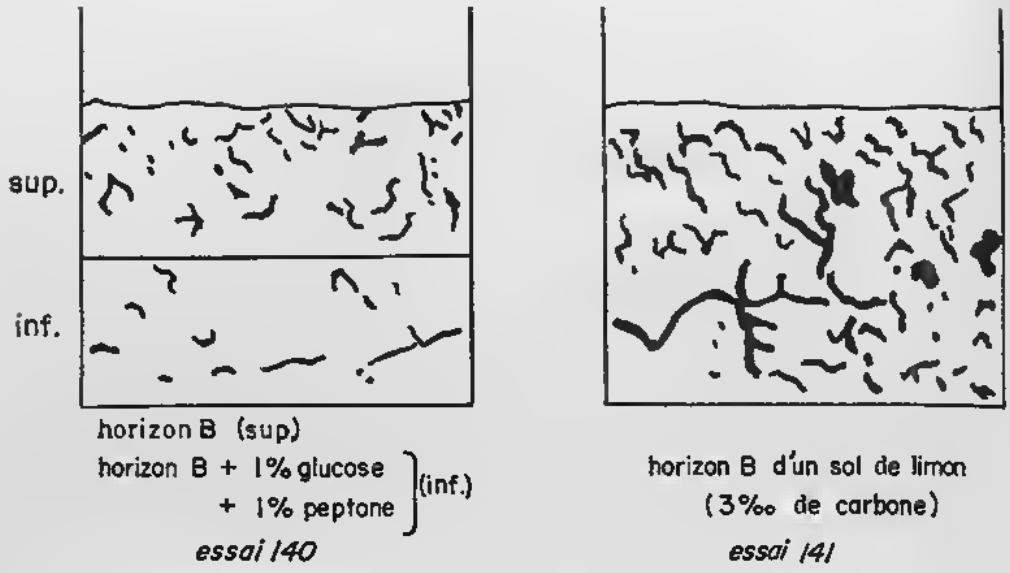


FIG. 21. — Morphologie d'un milieu sans matière organique travaillé par *L. terrestris* pendant huit mois : comparaison avec un milieu enrichi.

L'aspect général de la morphologie périphérique de ces élevages sans matière organique est donc celui de *terres très travaillées* par les lombrics régulièrement sur 20 à 25 cm de profondeur. C'est ce que vont préciser les mesures des galeries périphériques

C. — RÉSULTATS DE L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

1. Evolution de la morphologie en cours d'élevage.

a) DANS DE L'HORIZON B PUR. Les figures 22 et 23 représentent le développement des réseaux de galeries construites par *A. icterica* en six mois et *L. ter-*

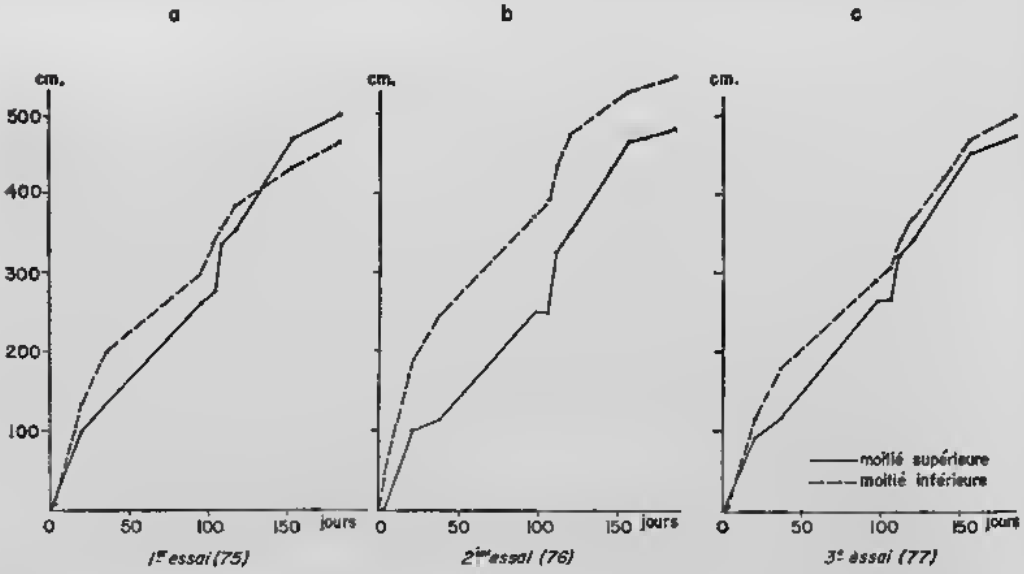


FIG. 22. — Longueur des galeries périphériques construites par *A. icterica* dans des milieux sans matière organique en 8 mois.

Source : MNHN, Paris

restris en deux mois. Dans le premier cas, trois essais identiques montrent que la densité des galeries des moitiés inférieures est légèrement plus importante que celle des moitiés supérieures. Dans le second cas, l'inverse se produit, les réseaux de galeries se développent davantage dans les moitiés supérieures et ce phénomène s'accentue avec le temps. Cette *différence d'activité* peut s'interpréter par des besoins physiologiques différents pour chaque espèce vis-à-vis de l'oxygène.

L. terrestris, de grande taille, a des échanges respiratoires plus importants que *A. icterica* et de ce fait se déplace de préférence dans les zones de surface, plus aérées. *A. icterica*, espèce de taille moyenne, moins exigeant, est capable de vivre aussi dans les zones pauvres en oxygène au voisinage du plan d'eau.

Dans les *six premiers jours* d'élevage, l'activité de *A. icterica* (fig. 22, *a* et *c*) semble, toutefois, inversée par rapport à ce qui vient d'être écrit. La moitié supérieure est, en effet, au début plus travaillée que la moitié inférieure, les animaux ayant été déposés en surface. Cette inversion se produit aussi au début dss élevages de *L. terrestris* immature comme le montre le tableau 18. *L. terrestris* adulte, par contre, tout au long de l'élevage est actif surtout dans la zone supérieure.

TABLEAU 18

LONGUEUR DES GALERIES PÉRIPHÉRIQUES CONSTRUITES PAR *L. terrestris* et *A. icterica* EN CINQ JOURS DANS DES MILIEUX SANS MATIÈRE ORGANIQUE (horizon B d'un sol de limon) (*) (exprimée en cm).

Essai	Espèce	Nombre de lombricides	Localisation des galeries	Durée (jours)					Total
				1	4	5	13	18	
78	*L. terrestris*	4 immatures	Sup.	6	18	14	—	—	38
			Inf.	2	24	10	—	—	36
79	id.	4 immatures	Sup.	8	23	9	—	—	40
			Inf.	2	44	16	—	—	62
80	id.	6 immatures	Sup.	13	20	14	—	—	47
			Inf.	7	28	22	—	—	57
90	id.	1 adulte	Sup.	15	2	10	—	—	27
			Inf.	1	0	0	—	—	1
101	id.	3 adultes	Sup.	80	—	—	75	10	165
			Inf.	0	—	—	46	6	52
86	*A. icterica*	3 adultes	Sup.	3	15	8	—	—	26
			Inf.	0	0	0	—	—	0
89	id.	6 adultes	Sup.	2	14	11	—	—	27
			Inf.	5	5	2	—	—	12

(*) Matière organique totale exprimée en carbone 3 p. 1.000.

Sup. : moitié supérieure du milieu d'élevage (10,5-21 cm).
Inf : moitié inférieure du milieu d'élevage (0-10,5 cm).

Sur la base de ces résultats, il n'est pas possible de pousser plus loin les conclusions. Les lombrics immatures (essais 78 à 80) semblent avoir une activité différente des adultes (essais 90 et 101). Cette question pourrait être reprise en considérant l'activité des vers dans le sol sous l'angle de leur comportement, selon les méthodes propres à l'Ethologie.

Les *variations pondérales* des animaux en deux mois sont voisines de 40 %. Les poids de *L. terrestris* (essais 106, 107, fig. 23) passent en effet de 0,65 et 0,95 à 0,4 et 0,6 g dans le premier essai et de 0,6 et 0,8 à 0,4 à 0,5 g dans le second. Pour *A. icterica* (essais 75, 76) les poids en fin d'élevage varient entre 0,25 et 0,35 g. Mais ici, les vers n'ont pas été pesés en début d'expérience, leur perte de poids ne peut pas être précisée, elle semble se situer dans les limites des variations pondérales de l'espèce.

La *survie* de ces lombrics observée jusqu'à six mois (1) est un argument expérimental en faveur du qualificatif d' « humivores » donné aux lombrics. Pour

(1) Il est vraisemblable que les possibilités de survie sont plus importantes. Quatre essais arrêtés à cinq et six mois contiennent tous des lombrics vivants.

Source : MNHN, Paris

se nourrir, ils ont dû utiliser « l'humus ». Il est ici composé de substances organiques évoluées et liées à la matière minérale sous forme d'un *complexe argilo-humique*. Les vers ont réussi à le dissocier et à en extraire la partie organique représentent 3 ‰ de carbone. Ces éléments nutritifs permettent la survie des animaux mais sont insuffisants pour assurer leur développement. La croissance des vers immatures est arrêtée et les vers adultes présentent des indices de régression (disparition du clitellum) ainsi que l'ont observé Avel (1929) et Michon (1954).

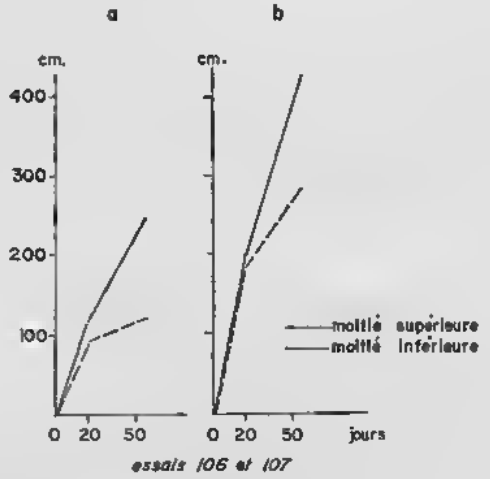


Fig. 23. — Longueur des galeries périphériques construites par *L. terrestris* dans des milieux sans matière organique en deux mois.

Les Lombricides sont aussi qualifiés de « saprophages » (Avel 1959). Quelques auteurs ont observé leur mode de nutrition (Henry 1900, Aichberger 1914, Avel 1929, Evans 1947, French et al. 1957). Mais à notre connaissance aucune étude n'est réalisée sur la consommation des diverses espèces végétales par les lombrics, leur digestion et leur assimilation.

Une étude expérimentale de la physiologie de la nutrition des Lombricides serait à entreprendre. Précisant leurs préférences, l'influence de la nature des substances nutritives sur leur croissance et leur développement, elle pourrait rassembler ainsi des données de base importantes pour la Pédozoologie.

b) Comparaison avec des milieux enrichis en luzerne et paille. Considérons sur toute la hauteur des élevages les longueurs des galeries périphériques creusées pendant *un mois et demi* par *L. terrestris* et *A. icterica*.

Les moyennes des essais identiques sont établies pour les milieux non enrichis d'après les figures 22 et 23, pour les milieux enrichis en luzerne pour *L. terrestris* (essais 34, 41) d'après le tableau 21, pour *A. icterica* (essais 54, 61, d'après le tableau 22, pour les milieux enrichis en paille (essais 111-115, 123-127) d'après les figures 54 et 55 (chap. IX).

TABLEAU 19

Comparaison de la longueur des galeries périphériques construites par *L. terrestris* et *A. icterica* en un mois et demi dans les milieux avec et sans matière organique

Milieu	Espèce	Nombre d'essais	Longueur moyenne des galeries périphériques (cm)
Non enrichi, horizon B d'un sol de limon.	*L. terrestris*	2	455
	A. icterica	3	326
Enrichi, horizon B d'un sol de limon + 1 % luzerne	*L. terrestris*	8	93
	A. icterica	8	56
+ 1 % paille.	*L. terrestris*	8	142

Source : MNHN, Paris

1° En l'absence de matière organique, les modifications morphologiques produites par *L. terrestris* et *A. icterica* sont 5 fois plus importantes que celles qu'ils produisent dans un milieu enrichi en luzerne et *L. terrestris* y construit 3 fois plus de galeries que dans un milieu enrichi en paille.

2°*L. terrestris* modifie plus la morphologie du milieu que *A. icterica* dans les proportions de 1,4 en l'absence de matière organique et de 1,6 en présence de luzerne.

L'importance des déplacements réalisés par les lombrics en débris l'absence de végétaux est motivée par la recherche de substances nutritives sur touto la hauteur du milieu. Ces résultats vont dans le même sens que les observations d'Evans 1947 et de Jefferson 1956 qui constatent qu'une abondance de galeries accompagne des conditions alimentaires défavorables. L'inverse se produit en présence de luzerne ou de paille. Les vers trouvent leur nourriture dans les niveaux enrichis, leurs déplacements sont ainsi réduits et localisés. C'est ce que montreront les trois chapitres suivants.

2. Etat micromorphologique en fin d'élevage.

Douze plaques minces sont analysées soit quantitativement, pour en mesurer la porosité, soit qualitativement, pour caractériser les microstructures.

a) La porosité (tabl. 20, fig. 24). Elle est mesurée sur les clichés de trois plaques minces de grandes dimensions, sections verticales des élevages. L'état de la morphologie périphérique, en fin d'expérience, de l'un d'entre eux sera ensuite comparé à l'étet de sa micromorpbologie interne. Le tableau 20 groupe les résultats de la classification dimensionnelle des pores de ces essais et donne du calcul de la porosité.

La longueur totale des diamètres des pores est le produit du nombre de pores par le diamètre moyen de chaque catégorie. Rapportée à la longueur totale des droites horizontales du réseau de la zone mesurée, elle donne la porosité.

Les catégories de pores 1 et 2 représentent les espaces compris entre les agrégats terreux, dans le milieu d'origine. Les porosités correspondantes sont légèrement moins importantes dans toutes les moitiés inférieures des essais par suite du *tassement*. Les catégories 3 et 4 sont formées presque exclusivement par les orifices des galeries. Les porosités correspondantes représentent l'action propre des lombrics, fonction du nombre de vers de *l'espèce* et de la *durée* de l'élevage. Elles sont plus modifiées dans les moitiés supérieures des élevages.

Porosité totale et longueur des galeries périphériques. Essai 101 (fig. 23). Les deux méthodes donnent des résultats comparables. Les modifications morphologiques de la zone supérieure sont plus importantes que celles de la zone inférieure, mais dans des proportions différentes. Ceci est vraisemblablement dû à une différence de densité de galeries entre la périphérie et le centre de la colonne de terre.

> Il n'en est pas de même pour l'*essai* 76. La comparaison de sa morphologie périphérique (fig. 22, b) et de sa morphologie interne (tabl. 20) montre que la première est moins modifiée dans la moitié supérieure que la seconde. L'inverse se produit pour la moitié inférieure. Dans la zone supérieure, *A. icterica* semble donc avoir dans le centre de l'élevage une activité plus intense qu'à la périphérie, et dans la zone inférieure, une activité plus intense à la périphérie qu'au centre.

A. icterica de taille moyenne paraît plus sensible que *L. terrestris* à l'effet de paroi qui facilite sa pénétration en profondeur et moins sensible que lui au manque d'oxygène.

b) Les structures. Si les élevages de *A. icterica* et *L. terrestris* (photo 8) diffèrent par leur porosité, ils sont identiques pour le type de leur structure. Le milieu d'élevage *a conservé* sa structure tertiaire zonée précédemment décrite (chap. IV, c) et formée de trois sortes de structures secondaires : 1) lacunaire, 2) poreuse, 3) compacte.

Cette succession de trois structures secondaires est très nette dans la moitié supérieure où il y a prédominance de la structure 1 sur 2 et 3. Elle a tendance à s'atténuer dans la moitié inférieure par suite de la plus forte humidité. Il y a en effet au fond une prédominance des structures 3 et 2 sur 1.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 20

POROSITÉ CRÉÉE PAR *L. terrestris* ET *A. icterica* DANS DES MILIEUX D'ÉLEVAGE SANS MATIÈRE ORGANIQUE (1) (exprimée en %)
(Classification dimensionnelle des pores et calcul de la porosité).

Catégories de pores	1	2	3	4	Longueur des horizontales (2)	Porosité totale
Diamètres des pores en mm :						
— sur photog. (× 4,3) ..	5	5-10	10-20	20-50		
Ø moyen	2,5	7,5	15	35		
— sur plaques minces ...	1,1	1,1-2,3	2,3-4,6	4,6-11,6		
(*Essai* 76)	*A. icterica* (3 adultes) durée six mois					*90,8*
Sup. Nombre de pores	700	29	31	1	—	—
Longueur des pores (en cm)	175	22	46,5	3,5	463	—
Porosité en %	38	4,75	10	0,7	—	53,4
Inf. Nombre de pores	1.075	27	21	0	—	—
Longueur des pores ..	270	20	31,5	0	857	—
Porosité	31,5	2,3	3,6	0	—	37,4
(*Essai* 89)	*A. icterica* (6 adultes) durée deux mois					*44,26*
Sup. Nombre de pores	650	101	70	9	—	—
Longueur des pores ..	162	75	105	31,5	1.320	—
Porosité	12,2	5,7	7,9	2,4	—	28,2
Inf. Nombre de pores	500	31	8	12	—	—
Longueur des pores ..	125	23,2	12	42	1.254	—
Porosité	10	1,8	0,96	3,3	—	16,06
(*Essai* 101)	*L. terrestris* (3 adultes) durée deux mois					*57,26*
Sup. Nombre de pores	600	10	30	13	—	—
Longueur des pores ..	150	75	45	45,5	735	—
Porosité	20,5	1,1	6,1	6,2	—	33,9
Inf. Nombre de pores	600	20	48	24	—	—
Longueur des pores ..	150	15	62,4	84	9.213	—
Porosité	10,6	1,06	5,1	6,6	—	23,36

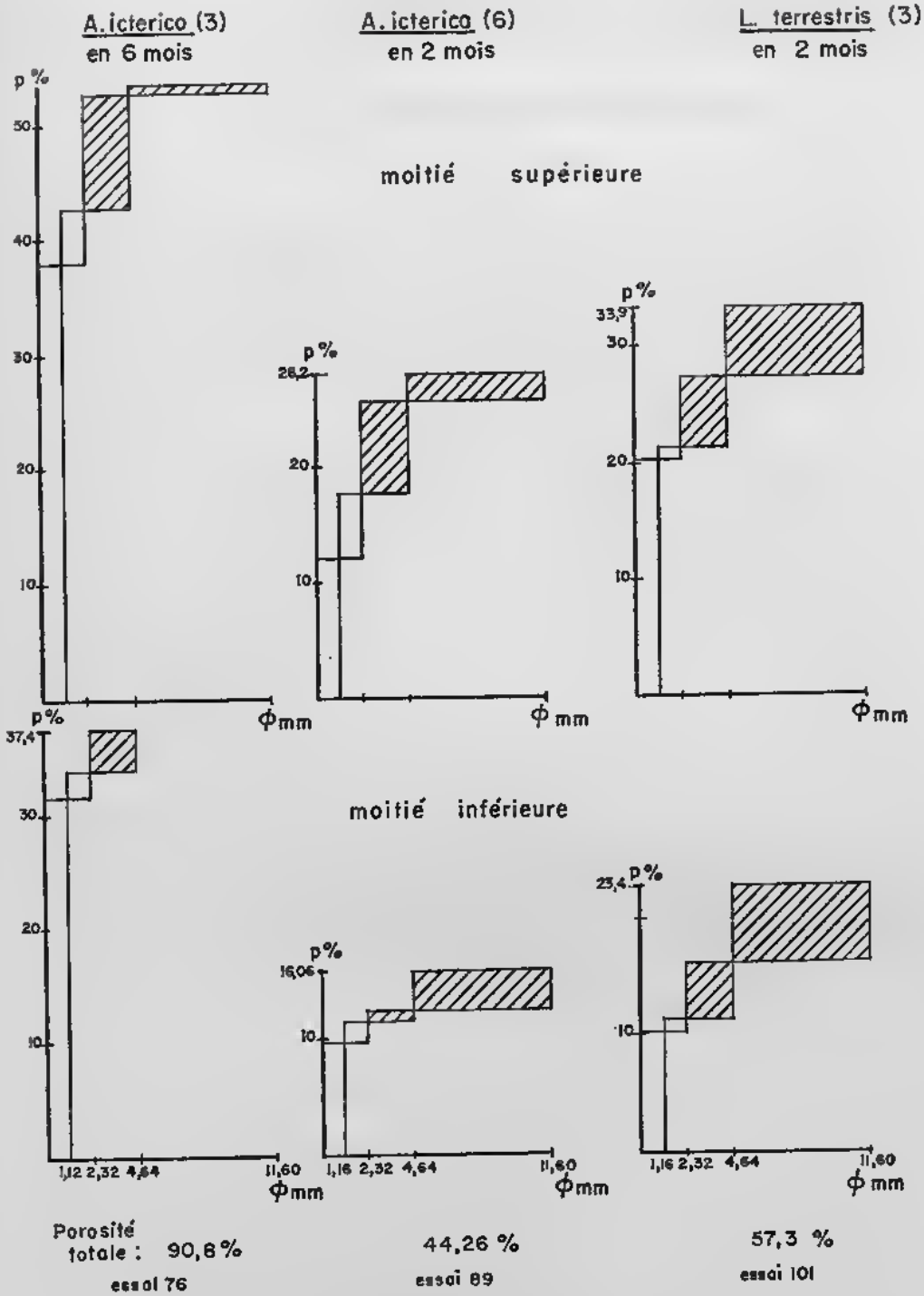
Sup. : moitié supérieure de l'élevage.
Inf. : moitié inférieure de l'élevage.

(1) Horizon B d'un sol de limon
(2) Du réseau de la zone mesurée.

Selon la localisation de leurs galeries, les Lombricides vont agir sur les trois types de structures et provoquer la formation d'un quatrième type : la *structure très compacte*. Pour se déplacer dans le milieu les vers, par leurs contractions musculaires, appliquent à la surface des agrégats de forces qui ont pour résultats de les détruire dans leur voisinage immédiat (2 à 4 mm) de la galerie. Ils introduisent ainsi un élément structural nouveau qui porte le milieu de structure tertiaire initiale à un niveau supérieur. Le milieu acquiert ainsi une *structure quaternaire*.

Il se forme autour de chaque galerie une sorte de *manchon* à structure très compacte où la paroi des agrégats a complètement disparu. Intérieurement, la galerie est tapissée du contenu du tube digestif des vers. Ce dernier sera plus visible (phot. 15) dans les milieux enrichis en matière organique qui seront décrits au chapitre suivant. Le passage entre la structure à agrégats très compactés qui entoure chaque galerie et les trois autres types de structure est progressif. La compacité diminue en effet au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la galerie, les pores et les agrégats s'individualisent peu à peu. La structure à agrégats compactés apparaît, suivie de la structure poreuse puis de la structure lacunaire.

Source : MNHN, Paris



En blanc porosité due aux fermentations microbiennes.
En hachuré porosité due aux Lombricides.

FIG. 24. — Porosité de milieux sans matière organique.

Source : MNHN, Paris

La structure très compacte n'est pourtant pas due uniquement à l'action des animaux. Elle apparaît aussi dans le *fond* des élevages (essai 76), dans des plages d'autant plus étendues que la durée de l'essai est plus longue. Ce phénomène apparaît nettement dans l'essai 76 qui a duré six mois et n'est qu'à peine ébauché dans l'essai 101 (photo 8) d'une durée de deux mois.

D. — CONCLUSIONS ET COMPARAISON AVEC LE MILIEU NATUREL

Les résultats de ce chapitre orientent les conclusions générales dans trois directions :

1. **Du point de vue pédologique,** une terre sans matière organique libre peut être travaillée par les lombrics. Sa morphologie est plus rapidement et intensément transformée que lorsqu'elle contient 1 % de débris végétaux.

2. **Du point de vue écologique,** un milieu sans matière organique oriente le comportement des lombrics. Le réseau de galeries qu'ils creusent est multiplié par 5 par rapport à un milieu contenant 1 % de luzerne et par 3 par rapport à un milieu enrichi de 1 % de paille de blé.

3. **Du point de vue physiologique :**

a) *A. icterica* et *L. terrestris* sont capables de survivre six mois et plus dans un milieu sans débris végétaux et d'extraire du complexe organo-minéral la faible teneur en substance humique (3 ‰) pour leurs besoins alimentaires.

b) Les besoins en oxygène semblent spécifiques. Ceux de *L. terrestris* sont supérieurs à ceux d'*A. icterica.*

L'ensemble des résultats de ce chapitre sont originaux.

Le *milieu naturel* (sols agricoles) contient généralement 1 % de matière organique dans les horizons supérieurs et il n'est donc pas possible d'y trouver des éléments de comparaison pour ces résultats. Aucune étude n'est faite dans le milieu naturel sur cette question et un travail sur les modifications morphologiques provoquées par les lombrics dans les sols pauvres en matière organique serait intéressant à entreprendre.

Signalons, pour mémoire, une réalisation néerlandaise intéressante : la colonisation d'anciens sédiments marins par des lombrics. Avant la plantation d'arbres fruitiers dans des polders, une masse de terre (1,5 m de hauteur, 0,40 m de diamètre) est remplacée par un compost de tourbe, fumier et lombrics. Les vers réussissent à s'introduire en profondeur dans le sédiment marin compact et sans substances nutritives qu'ils colonisent ainsi de proche en proche. Deux ans après, la reprise des jeunes arbres est assurée.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VII

MILIEU ENRICHI AVEC LUZERNE

La luzerne est assez fréquemment utilisée dans la pratique agricole pour améliorer les sols par le développement de son système radiculaire et l'enfouissement de ses parties aériennes. Des travaux d'écologie et d'agronomie (Slater et Hopp 1947, Satchell 1955 a) signalent une augmentation des populations de Lombricides consécutive à ce traitement, et montrent par ailleurs que l'enfouissement modifie les caractéristiques physiques et chimiques du sol (Hopp et Slater 1948).

Dans la littérature, de nombreuses observations concordent pour qualifier les Lombricides de détritivores et de saprophages (Guild 1955). Mais la luzerne n'est jamais citée comme étant une nourriture recherchée. Les références sur la nutrition des vers sont d'ailleurs très peu nombreuses. Avel (1929) et Michon (1954) alimentent leurs élevages avec des feuilles de tilleul. Ce groupe semble aussi apprécier les débris de feuillus, les plantes berbacées et délaisser les plantes aromatiques (sauge, menthe, thym, armoise) (Darwin 1881); la consistance des tissus végétaux et leur nature chimique interviennent vraisemblablement dans ce choix.

Le but de cette série d'élevages est d'étudier les variations de l'activité de Lombricides en présence de luzerne, les modifications du milieu qu'ils provoquent ainsi que leurs conséquences sur certaines de ses propriétés agronomiques.

A. — CONDITIONS GÉNÉRALES DES ESSAIS

La luzerne est localisée à divers niveaux des élevages : sur toute la hauteur, dans la moitié supérieure, dans la moitié inférieure ou en surface. Elle est mélangée sous forme de poudre (chap. 1, C 3) à la terre à raison de 1 %.

Ces diverses dispositions tentent de reproduire les conditions du milieu naturel. A l'occasion de certaines pratiques agricoles, en effet, la luzerne peut être, soit retournée avec les 10 premiers centimètres du sol, soit enfouie entre 10 et 20 cm, soit laissée en couverture à la surface du sol.

Les caractéristiques de cette série de 16 essais peut se résumer par : 1° la présence de luzerne;

2° quatre répétitions d'un même milieu artificiel faites à des périodes différentes;

3° l'élevage de deux espèces de Lombricides *L. terrestris* et *A. icterica;*

4° deux durées d'expérience (1 et 18 mois).

B. — PHYSIONOMIE GÉNÉRALE DES ÉLEVAGES

L'évolution de l'aspect des élevages montre l'importance de la matière organique dans la *localisation* de l'activité des vers. Les lombrics se déplacent, en effet, surtout dans les zones contenant de la luzerne, quelles que soient la durée de l'expérience et l'espèce élevée. Ils circulent cependant aussi un peu dans les zones sans matière organique, réalisent de ce fait le brassage des divers « horizons », et modifient tant la morphologie périphérique que la morphologie superficielle des essais.

Ces phénomènes peuvent être comparés à certains faits d'observation du *milieu naturel.* Sous des matières organiques (compost, fumier) en décomposition laissés à la surface du sol en place, se développe une population importante de vers. Ces substances attirent les vers et favorisent leur remontée et par conséquent le brassage de la terre. C'est un des principes de l'élevage industriel des vers (Barrett 1947 et 1948). La luzerne en surface ou enfouie produit le même effet

Source : MNHN, Paris

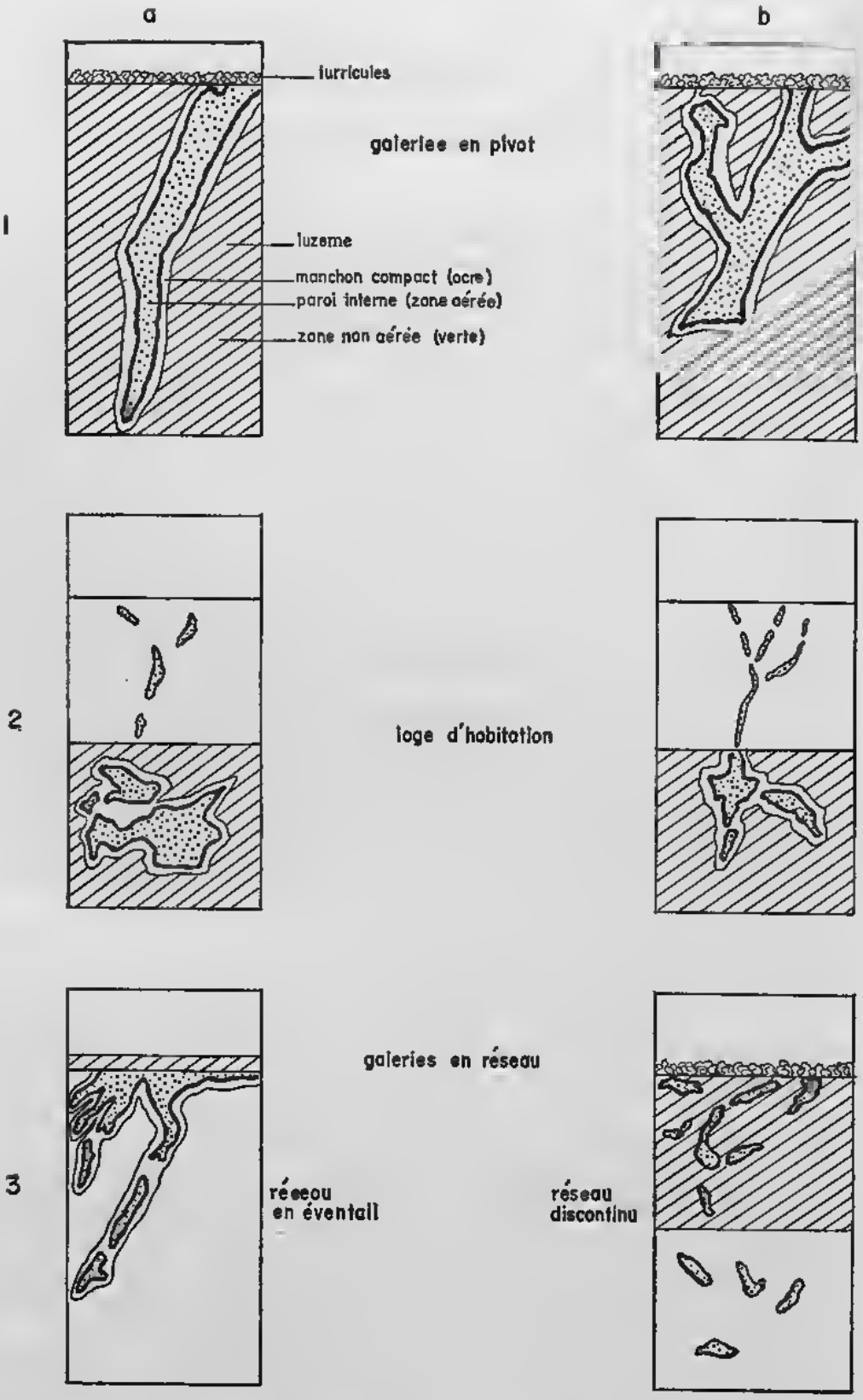


FIG. 25. — Influence de la position de la matière organique sur la morphologie périphérique de milieux d'élevage de *L. terrestris* en un mois et demi (*chap. VII*).

Source : MNHN, Paris

d'attraction sur les Lombricides; les élevages contenant de la luzerne dans leur moitié supérieure et inférieure en sont une image.

Cette série d'élevages peut donc être considérée dans son ensemble comme reproduisant des *modèles* très voisins de certains sols agricoles.

1. Morphologie périphérique.

En cours d'élevage, les réseaux de galeries prennent des formes et des couleurs caractéristiques.

a) Formes des galeries. La figure 25, établie d'après photographies, montre les divers aspects que peut prendre la morphologie périphérique en un mois et demi dans des élevages de *L. terrestris*.

1° *Les galeries en pivot* se développent dans les essais contenant de la luzerne sur toute leur hauteur. Subverticales, elles ont 2 à 4 cm de largeur et 20 cm de longueur environ et peuvent être soit simples, soit ramifiées.

2° *Les loges d'habitation* caractérisent la zone inférieure des élevages contenant de la luzerne dans cette moitié. De forme irrégulière, elles ont 3 à 6 cm de large sur 7 à 8 cm de longueur. Elles se prolongent vers la surface par des galeries simples ou digitées.

3° *Les galeries en réseau* se développent :

— soit dans les élevages où la luzerne est en couverture. Les galeries se rassemblent sous la matière organique, leur réseau a la forme d'un *éventail*. Dans un stade ultérieur, cette concentration provoque un effondrement de la surface et un glissement de la couche organique 6 à 8 cm en dessous.

— soit dans les élevages contenant de la luzerne dans leur moitié supérieure. Les galeries *simples* ou *ramifiées* sont étroites (0,4 à 1 cm). Le réseau est plus dense dans la zone proche de la surface que dans la moitié inférieure.

b) Coloration du milieu. Le déplacement des lombrics modifie aussi la couleur du milieu phot. 12) conséquences de modifications physico-chimiques qu'il subit.

En effet, les zones contenant de la luzerne sont devenues *verdâtres* par suite de fermentations microbiennes anaérobies et de la solubilisation du fer de l'horizon B sous forme ferreux (Betremieux 1951). Aérées par les galeries, ces zones deviennent localement de couleur *rouille* par suite de l'oxydation du fer ferreux en fer ferrique qui précipite en un manchon de 2 à 5 mm d'épaisseur. Ce phénomène sera repris à propos de l'étude micromorphologique des milieux (voir C 2).

2. Morphologie superficielle.

La surface des milieux d'élevage présente une *topographie* particulière en relation directe avec la nature des matériaux et avec l'évolution du milieu d'élevage. Les principaux éléments de la morphologie superficielle sont :

1° *les turricules* rejetés sur les bords des tubes par *L. terrestris*, sont nombreux lorsque la zone de surface contient de la luzerne (phot. 7 et 13);

2° *les orifices des galeries* très individualisés lorsque la zone de surface ne contient pas de luzerne. Dans les autres cas, ils sont cachés par les turricules;

3° *les dépressions circulaires* (5 à 8 mm de diamètre), sorte de petites cupules en forme de cratère (phot. 13), sont nombreuses dans les élevages contenant de la luzerne dans la zone superficielle. Elles correspondent à des prélèvements de nourriture effectués au moment de la remontée nocturne des vers;

4° *une pellicule* finement poudreuse, formée de particules d'1/4 mm provenant de la pulvérisation de la surface par *Heteromurus nitidus*, Collembole (Insecte Aptérygote) ayant envahi les élevages de Lombricides. Les turricules de surface (phot. 13) peuvent ainsi disparaître, pulvérisés par les collemboles (phot. 14) en 6 mois.

Malgré les éléments ci-dessus, la surface des élevages reste sensiblement horizontale pendant les premiers mois. Le développement du réseau de galeries sous la surface finit par provoquer par tassement général l'effondrement de certains éléments. Au bout de 8 à 12 mois d'élevage, la zone de surface (4 à 6 cm) se transforme en un véritable chaos ou l'échantillonnage devient très délicat.

Source : MNHN, Paris

La physionomie générale qui vient d'être décrite est basée surtout sur des observations faites sur des élevages de *L. terrestris* ayant duré un mois et demi. Les essais avec *A. icterica* présentent dans leur ensemble des phénomènes de même nature, mais différents des précédents par leur amplitude :

1° la largeur des galeries est de 3-4 mm au lieu de 5-6 mm;

2° les loges d'habitation sont moins grandes;

3° les turricules beaucoup plus rares en surface.

Ceci va être mis en évidence par les données numériques qui vont suivre.

C. — RÉSULTATS DE L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

1. Evolution de la morphologie.

a) Morphologie périphérique. L'état de la morphologie est relevé deux fois pour les élevages de courte durée, *L. terrestris* (tabl. 21), 12 fois pour les élevages de longue durée, *A. icterica* (tabl. 22). Le développement des réseaux

TABLEAU 21

Longueur des galeries périphériques construites par *L. terrestris* en un mois et demi en fonction de la position de la luzerne dans le milieu d'élevage (exprimée en cm)

Localisation luzerne	N°° essais	30 jours	Moyenne de deux essais		45 jours	Moyenne de deux essais		Total moyen en 45 jours
			3 zones	2 zones		3 zones	2 zones	
	S	40			88			
	34 M	8			57			
	F	6	S 47,5	Sup. 51	12	S 86,5	Sup. 115,25	
			M 7			M 57,5		
	S	55	F 3	Inf. 6,5	85	F 12,5	Inf. 41,25	
	35 M	6			58			
	F	0		57,5	13		156,50	214
	S	30			85			
	36 M	6			11			
	F	6	S 35	Sup. 38,75	6	S 78,5	Sup. 87,5	
			M 7,5			M 18		
	S	40	F 7,5	Inf. 10,75	72	F 12	Inf. 21	
	37 M	9			25			
	F	9		49,50	18		108,5	158,0
	S	47			28			
	38 M	92			55			
	F	0	S 51,5	Sup. 84,5	13	S 26,5	Sup. 49,75	
			M 66			M 46,5		
	S	56	F 1	Inf. 34	25	F 7,5	Inf. 30,75	
	39 M	40			38			
	F	2		118,5	2		80,50	199,0
	S	53			55			
	40 M	21			23			
	F	6	S 86,5	Sup. 95,5	10	S 57,5	Sup. 71,25	
			M 18			M 27,5		
	S	120	F 9	Inf. 18	60	F 13	Inf. 26,75	
	41 M	15			32			
	F	12		113,5	16		98,00	211,5
	Total	679			865			782,5

S : zone supérieure (14-21 cm)
M : zone moyenne (7-14 cm)
F : zone inférieure (0-7 cm)

Sup. : moitié supérieure (10-5 - 21 cm)
Inf. : moitié inférieure (0 - 10,5 cm)
En hachures, position de la luzerne

Source : MNHN, Paris

Longueur des galeries périphériques construites en un mois et demi en fonction de la luzerne dans le milieu.

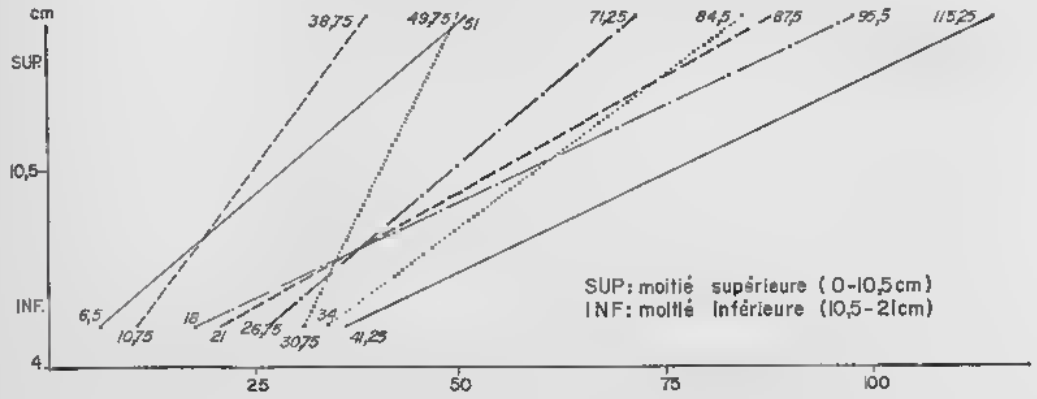


FIG. 26. — Par *L. terrestris*, milieux divisés en deux zones. *Essais 34 à 41.*

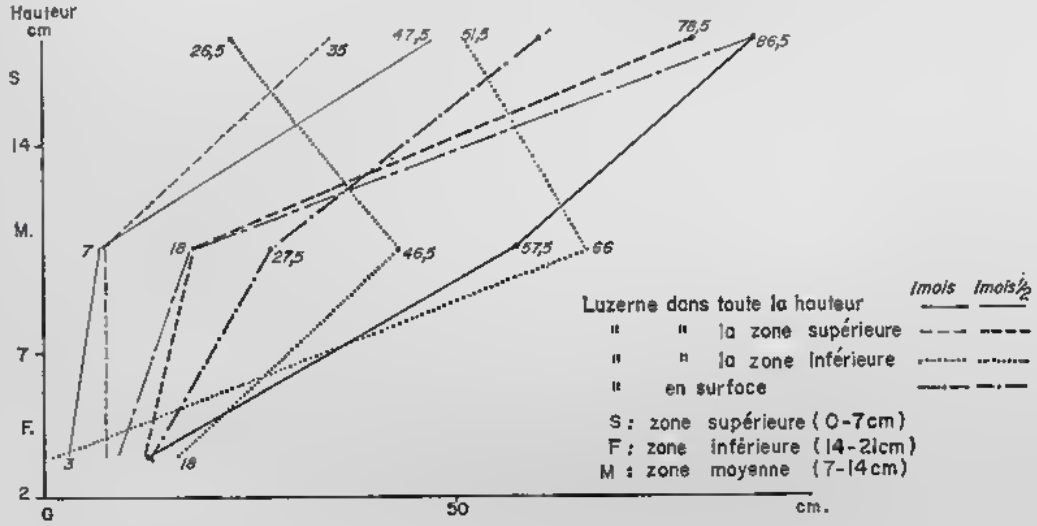


FIG. 27. — Par *L. terrestris*, milieux divisés en trois zones. *Essais 34 à 41.*

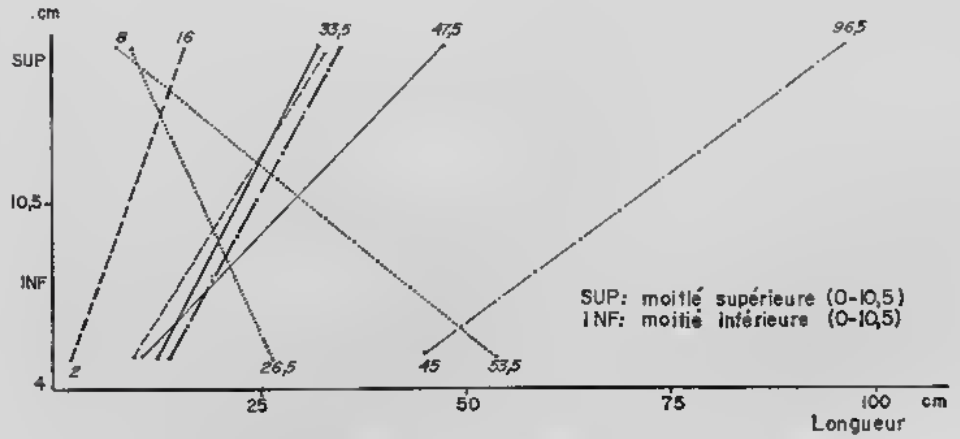


FIG. 28. — Par *A. icterica*, milieux divisés en deux zones. *Essais 54 à 61.*

Source : MNHN, Paris

de galeries périphériques construites dans les mêmes milieux par ces deux espèces est représenté en fonction du temps, de la profondeur et de la localisation de la matière organique (fig. 26 à 32).

(a) *L. terrestris*, élevage d'un mois et demi. Le mode de présentation de l'évolution des élevages de *L. terrestris* est basé sur le développement du réseau de galeries à trois niveaux (fig. 26). Les courbes représentant la moyenne de deux essais identiques, elles mettent en évidence les phénomènes suivants :

— en fonction de la profondeur. Une activité intense dans la zone moyenne, ce qui n'apparaît pas sur la figure 26 où pour les mêmes essais la longueur des galeries est rapportée à deux niveaux seulement; toutes les moitiés supérieures montrent une morphologie plus intensément modifiée que les moitiés inférieures, quelle que soit la position de la matière organique.

— en fonction du temps. Une augmentation des modifications morphologiques sauf dans les élevages où la luzerne est dans la moitié inférieure ou en couverture.

— en fonction de la position de la luzerne. En fin d'élevage, une classification de l'importance de ces modifications, par ordre décroissant : les milieux où la luzerne est répartie sur toute leur hauteur, les milieux ayant la luzerne en couverture, les milieux contenant la luzerne dans leur moitié inférieure et, enfin, les milieux enrichis en luzerne dans leur moitié supérieure.

Comparons entre la morphologie périphérique créée par *L. terrestris* (fig. 26) et celle créée par *A. icterica* (fig. 28) dans des milieux identiques.

La longueur des galeries de la zone moyenne des élevages de *L. terrestris* (fig. 27) est répartie de façon équivalente dans les moitiés supérieures et inférieures des élevages (fig. 26) pour que la comparaison soit possible avec les élevages d'*A. icterica*.

— luzerne sur toute la hauteur des élevages (courbes en trait plein) : les longueurs des galeries périphériques construites par *L. terrestris* et *A. icterica* en un mois sont sensiblement les mêmes. Dans les deux semaines suivantes, *L. terrestris* double son activité. Elle est alors près de 4 fois plus importante que celle de *A. icterica* qui a diminué pendant ce temps de plus d'un tiers.

— luzerne dans la moitié supérieure (courbes en tiretés) : les phénomènes se développent dans le même sens que le cas précédent, mises à part quelques nuances dans les proportions.

— luzerne dans la moitié inférieure (courbes en pointillés) : *L. terrestris* et *A. icterica* voient leur activité diminuer après le premier mois d'élevage. *L. terrestris* construit un réseau de galeries plus important en surface qu'en profondeur à l'inverse d'*A. icterica*. Ceci peut correspondre à des *besoins physiologiques différents* selon les espèces : la première ayant son activité maximum dans la zone aérée, la seconde dans la zone à tendance anaérobie, comme dans les élevages sans matière organique (chap. VI).

— luzerne en couverture (courbes en traits points) : pour les deux espèces, le développement des réseaux de galeries diminue après un mois d'élevage. Pour *L. terrestris*, cette diminution est près de 5 fois moins importante que pour *A. icterica*.

(b) *A. icterica*, élevage de dix-huit mois (tabl. 22). Les figures 29 et 32 représentent l'évolution de la morphologie périphérique en fonction de la profondeur selon diverses localisations de la matière organique Les courbes représentent la *sommation* des longueurs des galeries apparues dans chaque moitié des élevages à chaque relevé.

La dispersion de ces courbes donne une *image de la reproductibilité des essais*. Elle est très bonne, sauf dans un cas sur quatre, dans les milieux contenant de la luzerne dans leur moitié inférieure (fig. 31). Dans les autres, l'orientation générale de deux courbes, représentant les mêmes zones de deux élevages identiques, reste souvent très voisines.

Les changements de direction (fig. 31 et 32) sont seulement momentanés. Ils peuvent être interprétés par des modifications accidentelles de l'humidité (fig. 6).

La dispersion des courbes de la figure 31 est plus importante. Son origine est sans doute à rechercher dans une cause plus inhérente aux conditions d'expérience, à savoir l'état physiologique des lombrics. Mais ceci sort actuellement du domaine contrôlable. Le poids, la longueur et, récemment, le rapport densité/

Source : MNHN, Paris

Longueur des galeries périphériques construites par *A. icterica* en dix-huit mois en fonction de la profondeur dans des milieux enrichis en luzerne.

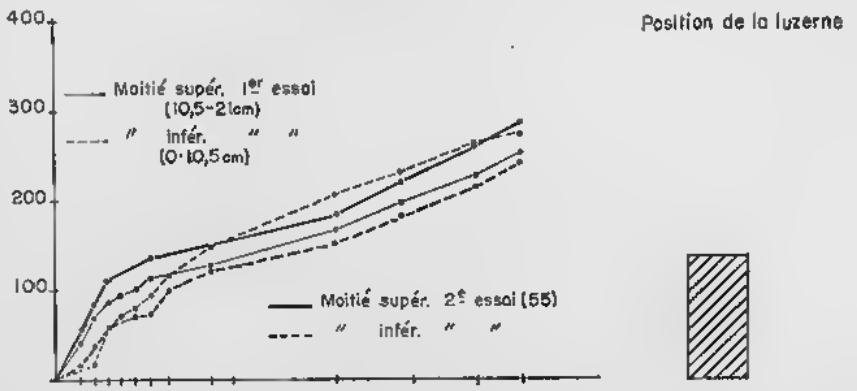


FIG. 29. — Sur toute leur hauteur (*essais 54-55*).

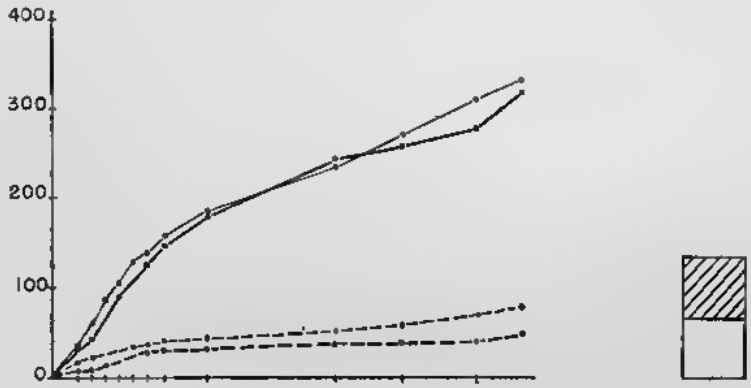


FIG. 30. — Dans leur moitié supérieure (*essais 56-57*).

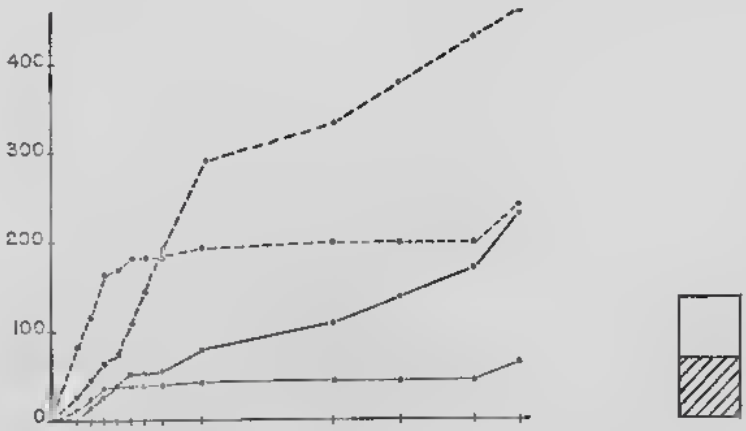


FIG. 31. — Dans leur moitié inférieure (*essais 58-59*).

Source : MNHN, Paris

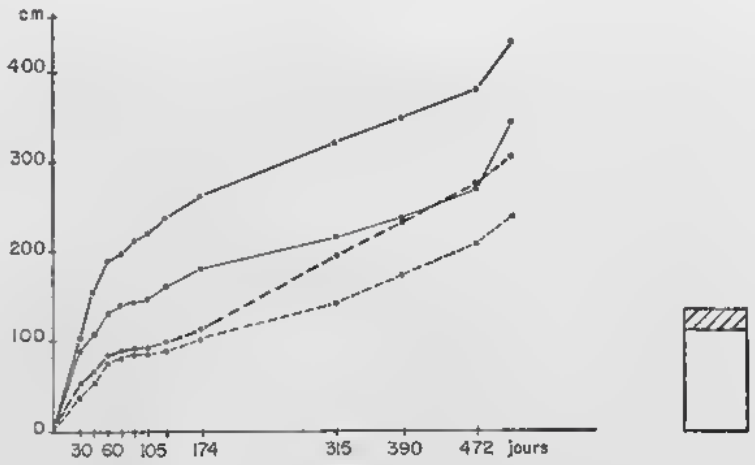
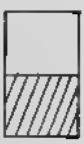


FIG. 32. — En surface (*essais 60-61*).

matière sèche (DOEKSEN 1962) sont des caractéristiques mesurables pour chaque ver mis en élevage. Le potentiel énergétique et l'état physiologique de chaque animal ne le sont pas et sont vraisemblablement à l'origine de ces écarts de la reproductibilité.

TABLEAU 22

LONGUEUR DES GALERIES PÉRIPHÉRIQUES CONSTRUITES PAR *A. icterica* EN 18 MOIS EN FONCTION DE LA POSITION DE LA LUZERNE DANS LES MILIEUX D'ÉLEVAGE (exprimée en cm)

Localisation luzerne	N°s essais		Durée (jours) 30	45	60	75	90	105	125	174	315	390	472	524	Total Selon profondeur	Total par essai
	54	Sup.	39	30	15	7	8	12	2	12	39	26	29	24	174	437
		Inf.	8	5	37	13	13	12	23	36	54	30	33	12	263	
	55	Sup.	56	34	21	6	10	6	5	9	35	36	40	26	194	403
		Inf.	13	20	20	8	7	1	26	23	30	30	33	31	209	
	56	Sup.	35	23	26	15	26	13	18	28	50	35	38	25	274	336
		Inf.	15	3	4	1	8	1	5	5	9	10	11	8	62	
	57	Sup.	32	9	32	17	19	20	21	33	60	18	20	38	278	320
		Inf.	4	1	6	3	7	3	3	4	6	1	1	8	42	
	58	Sup.	12	9	15	2	1	0	0	5	2	1	1	19	46	172
		Inf.	81	33	46	8	12	0	2	10	7	0	0	41	126	
	59	Sup.	4	10	13	13	11	0	4	26	26	30	33	61	217	626
		Inf.	26	20	17	10	35	31	49	100	41	46	51	29	409	
	60	Sup.	89	18	25	9	5	2	14	20	33	23	25	62	218	402
		Inf.	37	16	22	6	4	1	3	16	35	32	35	30	184	
	61	Sup.	184	52	35	9	13	9	17	25	60	28	31	51	278	515
		Inf.	53	12	17	6	3	1	6	19	76	37	40	32	237	
	Total		608	295	351	133	182	112	198	371	563	383	421	497	3.211	

Sup. : moitié supérieure : (10,5 - 21 cm).
Inf. : moitié inférieure : (0 - 10,5 cm).
En hachures, position de la luzerne.

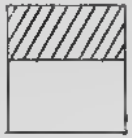
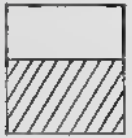
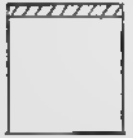
en hachures, horizon B + 1 % luzerne
en blanc, horizon B

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 23

NOMBRE DE GALERIES SUR LES SECTIONS TRANSVERSALES DES ÉLEVAGES ENRICHIS EN LUZERNE.

1. — *L. terrestris* en un mois et demi.

Position de la luzerne																					
N°		34				35				36				37				38				39				40				41			
Secteurs		E	I	C	T	E	I	C	T	E	I	C	T	E	I	C	T	E	I	C	T	E	I	C	T	E	I	C	T	E	I	C	T
Sections transversales au milieu des zones	S	27	16	6	49	30	20	8	58	22	16	5	43	27	15	2	44	16	10	2	28	15	8	4	27	18	6	2	26	16	9	0	25
	M	16	0	0	16	20	4	0	24	24	10	2	36	24	16	0	40	24	66	2	32	21	6	3	30	15	8	0	23	12	7	3	22
	F	6	0	0	6	9	0	0	9	0	0	1	1	9	2	2	13	8	0	0	8	10	0	0	10	5	0	0	5	9	4	2	15
Total					71				91				80				97				68				67				54				62
Moyenne					81								88								67,5								58				

2. — *A. icterica* en 18 mois.

N°		54			
Secteurs		E	I	C	T
Section au milieu des zones	Sup.	25	20	8	53
	Inf.	24	19	7	50
Total					103

E : Secteur externe (3 - 4,5 cm de rayon).
I : Secteur intermédiaire (1,5 - 3 cm de rayon).
C : Secteur central (0 - 1,5 cm de rayon).
T : Total.

S : Zone supérieure (14 - 21 cm).
M : Zone moyenne (7 - 14 cm).
F : Zone de fond (0 - 7 cm).

Sup. : Moitié supérieure (10,5 - 21 cm).
Inf. : Moitié inférieure (0 - 10,5 cm).

En hachures : position de la luzerne.

Source : MNHN, Paris

(c) *Conclusions de l'étude morphologique* d'un milieu enrichi en luzerne travaillé par *L. terrestris* et *A. icterica.*

Influence du milieu sur l'activité des lombrics.

— Selon la localisation de la luzerne. L'activité globale des vers est maximale dans les élevages lorsque la luzerne est incorporée de deux manières : sur toute la hauteur ou en couverture. Vient ensuite le cas où elle est dans la moitié inférieure des élevages, puis celui où elle est dans la moitié supérieure.

— Selon l'espèce indépendamment des caractéristiques des essais, *L. terrestris* est, en un mois et demi, 1,7 fois plus actif que *A. icterica.* L'activité propre de chaque espèce dans chaque élevage vient cependant nuancer ces faits et mettre en évidence des caractéristiques biologiques propres à chacune d'elle.

Si l'on considère l'ensemble des modifications morphologiques, provoquées par chaque espèce, leur total montre : au bout de 30 jours, une légère prépondérance de l'activité de *L. terrestris* (679 cm) sur celle de *A. icterica* (608 cm); au bout de 45 jours, cette différence s'accentue avec 865 cm pour le premier et 295 cm de galeries pour le second.

Action spécifique des lombrics sur le milieu.

L. terrestris manifeste sa plus grande activité :

1° après un mois et demi d'élevage dans la plupart des cas. Il réagit ainsi aux conditions de milieu plus tard que *A. icterica*;

2° toujours dans la zone supérieure, même lorsque la matière organique est en profondeur. Ceci paraît indiquer, comme au chapitre précédent, des besoins importants en oxygène provoquant la remontée des vers;

3° lorsque la luzerne est incorporée sur toute la hauteur de l'élevage.

A. icterica, par contre, manifeste sa plus grande activité :

1° dès le premier mois. Le temps de réaction de cette espèce aux conditions du milieu est plus court que pour la précédente.

2° souvent dans la zone supérieure, sauf lorsqu'elle ne contient pas de matière organique. *A. icterica* est alors attiré par la zone inférieure malgré les conditions réductrices qui y règnent.

3° lorsque la luzerne est en couverture.

b) Morphologie interne. En fin d'élevage, la répartition des galeries intérieures est mesurée sur les sections transversales (chap. III, B).

Ces résultats montrent une activité intense dans la moitié supérieure et à la périphérie des élevages. L'influence de la localisation de la luzerne est peu marquée sur ces sections transversales (tabl. 23).

Les moyennes du nombre de galeries ne sont pas proportionnelles aux moyennes de la longueur des galeries périphériques des mêmes élevages (tabl. 22). En outre, le nombre de galeries subsistant à l'intérieur des élevages après 18 mois n'est pas en relation avec l'activité déployée par *A. icterica* pendant le même temps. Cette méthode (chap. IV, D et VI, C 1) ne permet donc pas d'évaluer l'ensemble des modifications morphologiques mais peut les localiser dans l'espace.

2. **Etat micromorphologique.**

Cette étude est basée sur 3 plaques de grandes dimensions (15 cm × 8 cm × 20 µ) (sections longitudinales des essais 55 - 57 - 59), 3 plaques de dimensions moyennes (6 cm × 3 cm × 20 µ) et 8 plaques de petites dimensions (2 cm × 2 cm × 20 µ).

a) La porosité. Le tableau 24 donne les résultats de la classification dimensionnelle des pores de deux élevages de *A. icterica* et la figure 33 en représente la porosité (mode de calcul chap IV, D et tabl. 20).

Les pores ne correspondent pas exactement, vu le grandissement (X 4,3), aux dimensions classiques (500 µ — 1 000 µ — 2 000 µ — 5 000 µ — et 10 000 µ). Néanmoins, ils permettent de mettre en évidence le rôle des lombrics dans la formation de la porosité. Si l'on considère que le diamètre moyen de l'espèce élevée est 4 mm à l'état de repos, 2,5 mm en extension, les classes de pores 3 et 4 représentent les galeries et les loges d'habitation. Les classes 1 et 2 représentent des pores dus aux dégagements gazeux des fermentations microbiennes.

Source : MNHN, Paris

Cette représentation graphique de la porosité confirme l'influence du *facteur matière organique* sur la localisation de l'activité des vers et sur les modifications morphologiques qu'elle provoque dans le milieu. Le phénomène d'augmentation de la porosité dans les zones enrichies en luzerne correspond à celui de l'intensification du réseau de galeries périphériques mis en évidence précédemment dans les mêmes élevages (tab. 21, 22, fig. 29 à 32).

b) Structures. En fin d'expériences, l'étude des lames minces des sections longitudinales des élevages montre que l'*état structural des milieux est indépendant de l'espèce*. Les lombrics n'agissent pas sur l'assemblage élémentaire mais sur les trois niveaux structuraux, ils modifient deux niveaux inférieurs et en créent un troisième.

1° *L'assemblage élémentaire* (1) des particules minérales et organiques demeure identique à celui du milieu initial. Il dépend, en effet, de la nature des matériaux et de leur mode d'association, le brassage réalisé par les animaux au sein de la masse de terre ne les modifie pas.

2° *Structure primaire*. Ils construisent dans leurs *turricules* un type d'agrégats grumeleux inexistants dans le milieu initial, aux formes arrondies et aux parois lisses dont la taille varie de 0,5 à 3 mm, séparés par des pores également arrondis et lisses.

Les turricules d'*A. icterica* sont rejetés à l'intérieur (photo. 15 et 16) des loges et des galeries où leur masse est plus ou moins tassée dans un espace restreint. L'examen microcospique montre que les éléments grumeleux ont des formes très variées parmi lesquelles la forme ovoïde originelle reste reconnaissable. Les dimensions de ces éléments sont très variables par suite de leur écrasement; elles sont comprises entre 3 et 5 mm de longueur et 2 à 3 mm d'épaisseur. Leur forme ne dépend pas seulement de l'espace dans lequel ils sont émis, elle est également en relation avec la nature des matériaux du milieu, de leur humidité et des caractéristiques anatomiques du ver. Les turricules de *L. terrestris* (photo. 7) ont la même structure que les précédents mais une taille plus importante (5-7 mm de longueur, 4-5 mm d'épaisseur).

3° *Structure secondaire*. Les lombrics détruisent la structure secondaire initiale poreuse ou compacte au voisinage immédiat de leur *galerie*. Par tassement, les agrégats deviennent très jointifs, leurs limites disparaissent et la structure devient très compacte. Il se forme ainsi mécaniquement, autour de chaque galerie.

TABLEAU 24

Porosité créé par *A. icterica* en 18 mois
en fonction de la position de la matière organique (*)

Catégories	1	2	3	4	Total
Taille des pores :					
— sur phot. (mm)	50	50-10	10-20	20-50	
— sur lames minces (mm) .	1,1	1,1-2,3	2,3-4,6	4,6-9,3	
Essai 59	Luzerne dans la moitié inférieure				*31,84*
Sup. Nombre de pores	17	31	39	9	
Porosité	0,32	1,85	5,7	2,77	10,64
Inf. Nombre de pores	72	105	123	20	
Porosité	1	4,4	11,8	4	21,2
Essai 57	Luzerne dans la moitié supérieure				*35,7*
Sup. Nombre de pores	151	78	84	15	
Porosité	2,6	3,8	9,5	3,6	19,5
Inf. Nombre de pores	69	59	51	27	
Porosité	1,1	2,8	5,8	6,5	16,2

(*) Exprimée en %.

(1) Chap. IV, C.

Source : MNHN, Paris

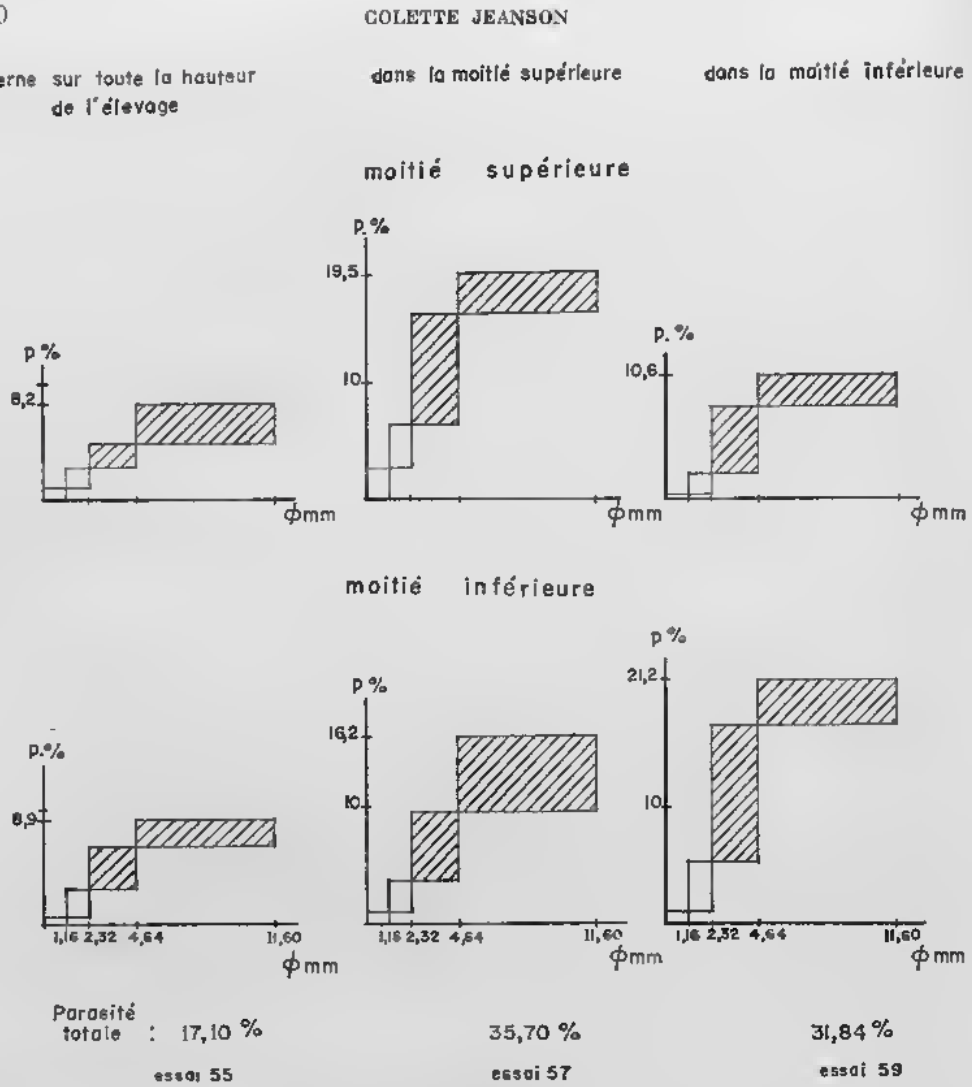


FIG. 33. — Porosité créée par *A. icterica* en dix-huit mois en fonction de la position de la matière organique.

un *manchon* très compact de 1 à 2 mm qui peut même atteindre 4 mm lorsque le ver y a séjourné.

A l'intérieur, la paroi, légèrement ondulée dans le sens transversal, trace de l'annélation des vers, est lissée d'une boue à grain fin. Les lombrics tapissent en effet les parois de leurs galeries de produits issus de leur tube digestif dont les particules minérales sont calibrées en fonction du diamètre de leur œsophage. Cette observation micromorphologique est confirmée par l'analyse granulométrique des turricules (tabl. 25). Elle montre, en effet, une augmentation des particules fines (limon) et une diminution des grosses particules (sable) par rapport à la terre qui n'est pas passée dans le tube digestif des vers (NYE 1955).

TABLEAU 25

ACTION DE *L. terrestris* SUR LA GRANULOMÉTRIE D'UNE TERRE
(horizon B d'un sol de limon) (p. 100 de terre fine sèche)

Taille des particules	Argile $< 2\ \mu$	Limon fin	Limon grossier	Sable fin	Sable grossier	Matières organiques
Turricules	11.3	24.9	42.0	15.2	2.0	3 1
Terre voisine ..	24.0	19.9	33.9	17.7	3.3	1.0

Source : MNHN, Paris

Ces observations permettent de conclure à l'origine à la fois *mécanique* et *biologique* de la paroi des galeries et des loges. Dans les élevages enrichis en luzerne, le manchon très compact peut être doublé intérieurement d'un dépôt humique et peut être entouré d'une zone de précipitations *physico-chimiques* d'une épaisseur égale ou supérieure au diamètre de la galerie (photo. 15 et 16). L'examen au microscope polarisant montre deux zones concentriques (1).

— Une pellicule noirâtre de 1 mm, interne, est formée de matières humiques noires mélangées à de la terre. Sa teneur en carbone est de 35 % supérieure, en valeur relative, à celle de la terre avoisinante (tabl. 28). Elle provient des débris végétaux digérés par les lombrics et rejetés avec les déjections et tapisse les parois des galeries.

— Une zone de couleur rouille de 4 à 10 mm lui succède (phot. 17). Elle est formée soit de trois à cinq stries d'oxydes ferriques qui peuvent commencer dans le manchon à grains fins et s'étendre au-delà, soit d'une bande continue dont la coloration s'estompe vers l'extérieur (phot. 18). En effet, la matière organique très fermentescible provoque la solubilisation du fer, présent dans la terre sous forme de fer ferreux (Betremieux 1951). Des taches bleues verdâtres (phot. 12) apparaisseut ainsi en cours d'élevage et reproduisent le « gley » (2) du milieu naturel. Au contact de l'air des galeries, ce fer ferreux s'oxyde en fer ferrique et précipite autour d'elles sous forme de stries concentriques.

Les stries concentriques rouilles apparaissent surtout dans les zones où se sont développées des condillons d'anaérolrose qui sont brusquement bien aérées localement par des galeries ou des loges très voisines (photo 16). La zone rouille est plus diffuse autour des galeries isolées où l'aération est moindre (photo 15).

Ce phénomène de *microgleyification* se produit aussi dans les zones à structure poreuse. Il sera décrit avec les faits pédologiques du chapitre suivant.

4° *Structure tertiaire.* La galerie et le turricule peuvent être considérés comme des faits nouveaux qui venant s'ajouter à la structure secondaire initiale (poreuse ou compacte) portent l'élevage à un niveau structural d'ordre supérieur. En fin d'expérience l'ensemble du milieu acquiert ainsi une structure tertiaire.

Dans les élevages sans matière organique (chap. VI) le milieu initial de structure tertiaire (zonation de structures secondaires : lacunaire, poreuse et compacte) acquiert de la même manière une structure quaternaire.

D. — PROPRIÉTÉS AGRONOMIQUES DES STRUCTURES : ÉVOLUTION DE LA LUZERNE INTRODUITE

Trois sortes d'échantillons correspondant à trois types de structures sonl comparés entre eux : les turricules, les parois des galeries et la terre non travaillée située entre les galeries. Ils sont soumis au fractionnement par densité, les teneurs en carbone (chap. V, B 2) des deux fractions sont évaluées et ensuite rapportées à celle du milieu initial.

Le nombre de dosages qu'il est possible de faire sur un type d'échantillon est limité par son importance pondérale. Le tableau 26 donne un aperçu du poids des turricules disponibles en fonction de l'espèce élevée, du milieu et de la durée de l'élevage. Les échantillons des parois des galeries sont encore moins importants que ceux des déjections. Les résultats exposés dans cette partie ne porteront que sur les élevages de *L. terrestris* seule espèce produisant une quantité de turricules suffisante à la surface des élevages.

a) Résultats (Jeanson 1960). L'évolution de la matière organique introduite dans les élevages se traduit par une *disparition* de la matière organique libre et une *fixation de celle-ci sur la fraction minérale* (enrichissement des réserves humiques). A l'action des lombrics s'ajoute celle des micro-organismes. Le rôle de chacun d'eux est mis en évidence en comparant la terre travaillée par les vers (turricules et parois des galeries) à la terre soumise aux seules fermentations (se développant dans la matière organique introduite) située entre les galeries.

(1) Trois zones concentriques en présence de luzerne et de calcaire (chapitre suivant).

(2) Les sols à gley se forment dans des conditions d'anaérobiose dues souvent en outres à la présence d'un plan d'eau permanent au contact duquel se forme un horizon bleu verdâtre caractéristique.

Source : MNHN, Paris

Le tableau 27 donne le poids des fractions de chaque échantillon dans toute la série d'élevages, le tableau 28 leur teneur en carbone. Le bilan général (tabl. 29) est calculé d'après les moyennes des teneurs en carbone de chaque fractions (tabl. 28) pour les échantillons de milieux identiques et rapporté au poids de chacune de ces fractions (tabl. 27).

TABLEAU 26

POIDS DES TURRICULES CONSTRUITS PAR *A. icterica* et *L. terrestris* DANS DES MILIEUX IDENTIQUES (exprimé en grammes)

Espèce	*L. terrestris*	*A. icterica* (1)		Rapport des valeurs moyennes en 1 mois 1/2
Durée / Position de la luzerne (hachures)	1 mois 1/2	1 mois ½	18 mois	
	58,6 46,4	20 5	20,7 5,8	4
	49,5 31,5	5 2	18,4 21,7	12
	6,1 —	1 1/2	1,8 0,75	4
	3 3,8	0 0	4 3,7	—
Total	198,9	33,5	76,85	

1° Effet total. Le dosage du *carbone total* (ligne 1 du tabl. 28) sur l'ensemble de chaque échantillon indique une baisse de la teneur par rapport aux conditions de départ. La tendance à la perte de matière organique pour les zones en fermentations et les déjections apparaît voisine. De 7,6 ‰ la teneur en carbone passe à 5,3. La perte dans les galeries semble moins importante, la teneur en carbone est de 5,8 ‰. Ces nombres indiquent une *perte* dans tous les cas, mais ne permettent pas de différencier l'action propre des lombrics de celle des fermentations.

2° Disparition de la matière organique libre. Après fractionnement par densité de la matière organique et dosage du *carbone sur la fraction lourde et la fraction légère,* il est possible de séparer nettement l'influence des fermentations et celle des vers. Cette méthode rend possible l'évaluation du passage du carbone sur chaque fraction. Deux phénomènes inverses se produisent : une diminution de la teneur en carbone de la fraction légère, ce qui correspond à une disparition de la matière organique libre et une augmentation de la teneur en carbone de la fraction lourde, ce qui est dû à une fixation de la matière organique sur la partie minérale du sol.

Les pertes de carbone de la fraction légère sont accentuées par l'action des vers (ligne 2 du tableau). Dans les zones de fermentation la perte enregistrée est de 3,68 ‰ (75 % de la teneur de départ) alors que dans les galeries elle devient 4,7 ‰ et dans les déjections 4.17 ‰. Ceci représente 85 % de la teneur en carbone en début d'expérience. *L'action de L. terrestris a donc pour effet d'accentuer de 10 % la disparition de la matière organique libre* par rapport aux seules fermentations des zones non travaillées.

3° Augmentation de la matière organique liée. La fraction lourde montre une augmentation de la teneur en carbone accentuée également par le travail des

(1) *A. icterica est une espèce qui rejette surtout ses turricules dans ses galeries et ses loges d'habitation; néanmoins, une petite quantité est remontée en surface (fig. 34).*

Source : MNHN, Paris

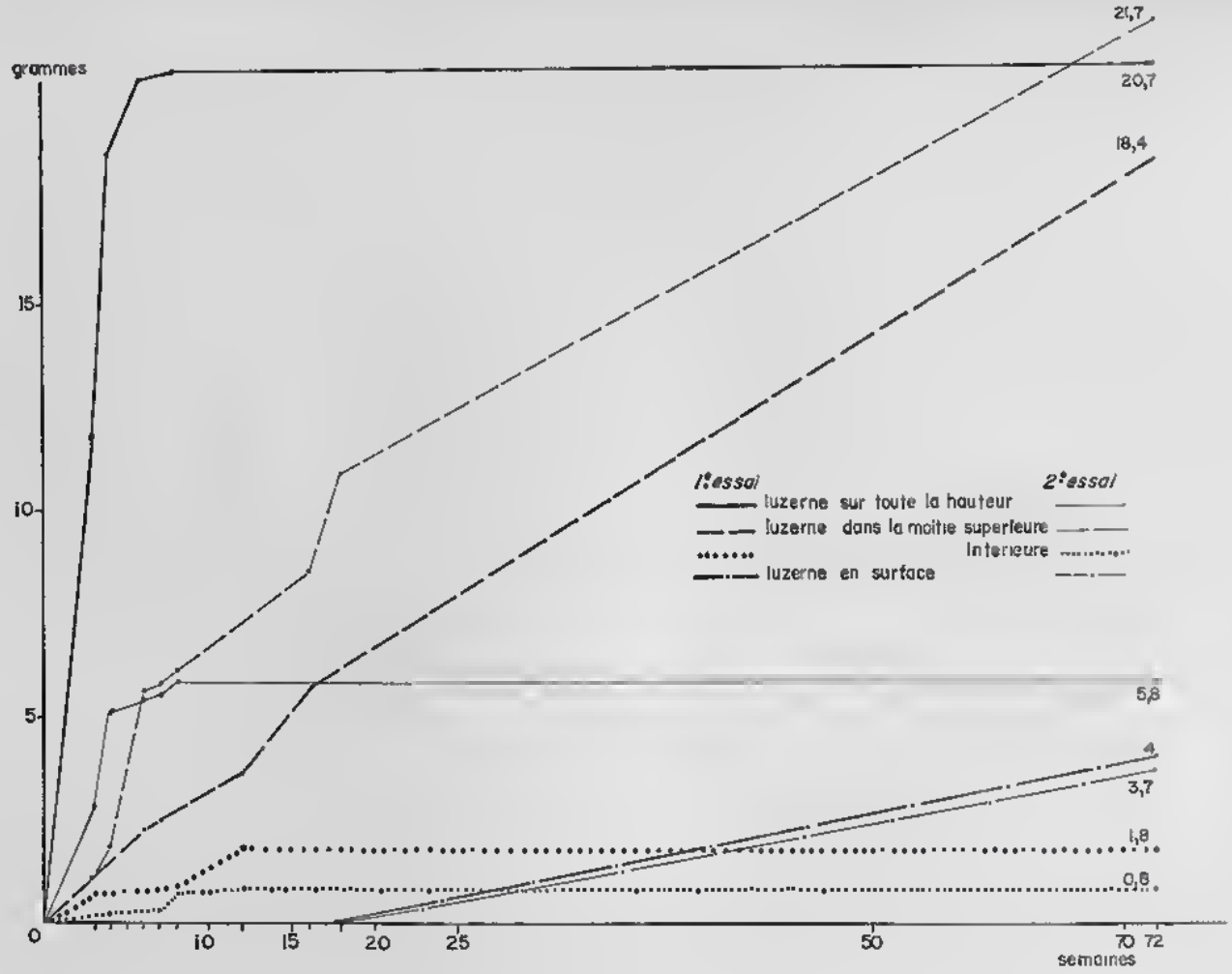


FIG. 34. — Poids des turricules de surface en dix-huit mois d'élevage de *A. icterica* en fonction de la localisation de la luzerne. (Voir tabl. 26.)

Source : MNHN, Paris

animaux (ligne 3 du tableau). Dans le cas des fermentations le gain est de 1,41 ‰, ce qui représente une augmentation de 52 % par rapport à l'état initial. Les galeries avec une fixation de 2,35 ‰ de carbone et les déjections avec 1,89 ‰ font augmenter la teneur en carbone de 87 et 70 % par rapport à la teneur initiale de la fraction lourde. La variabilité des résultats sur l'ensemble des essais est de ± 1,5 %. Dans ce cas, *le travail des vers augmente de 18 à 35 %, la fixation de la matière organique sur la matière minérale du sol* par rapport à la fixation due aux fermentations seules.

TABLEAU 27

SÉPARATION PAR DENSITÉ DE LA MATIÈRE ORGANIQUE DES STRUCTURES CONSTRUITES PAR *L. terrestris* EN UN MOIS ½ : POIDS DES FRACTIONS LOURDES (L) ET LÉGÈRES (l) (pour 1 000 (*) de terre sèche)

Position de la luzerne																	
N°° élevages		34		35		36		37		38		39		40		41	
Fractions		l	L	l	L	l	L	l	L	l	L	l	L	l	L	l	L
Sup.	tur.	5,4	967	5,4	974	3,9	964	4	975	1,6	916	—	—	5	915	3	962
	gal.	4	960	4	967	4	966	6,4	966	5,6	958	4	954	3,2	970	2,2	963
	t.n.t.	7,8	957	6	963	5,4	979	3,6	968	1,5	968	1,4	956	1.44	945	1,4	974
Inf.	tur.	—	—	—	—	—	—	—	—	4,6	958	8,1	958	2	—	—	—
	gal.	6	916	5,5	945	2	950	—	—	2.4	933	5,8	913	2	900	3,7	961
	t.n.t.	7,8	960	5,8	967	1,95	960	1,4	968	5,3	960	4,6	963	1,4	975	1,6	963

TABLEAU 28

TENEUR EN CARBONE TOTAL DES FRACTIONS LOURDES (L) ET DES FRACTIONS LÉGÈRES (l) du tableau 27

Sup.	tur.	0,7	5	0,7	5,2	0,6	4,7	0,7	4	0,2	3,8	—	—	1,4	8	0,8	5,7
	gal.	0.8	5,7	0,6	5,2	0,8	4,9	0,8	4,4	1,1	4	0,8	6,4	0,7	4.4	0,5	5,8
	t.n.t.	1,8	4,7	1,4	4,4	1,1	4.1	0,9	3,4	0,2	3,3	0,2	4,3	0,3	3	0,3	3,3
Inf.	tur.	—	—	—	—	—	—	—	—	0,8	3,9	1	4.8	—	—	—	—
	gal.	1,0	5,9	0,9	5,3	0,4	3,8	—	—	0,3	5,5	1,4	4,6	0,3	3,2	0,3	3,1
	t.n.t.	1,6	4,6	1,2	4,8	0,2	2,6	0,2	3	0,8	4,3	0,8	3,7	0,2	2,6	0.2	2,7

tur. : turricules.
gal. : paroi des galeries
t.n.t. : terre non travaillée

Sup. : moitié supérieure (10,5 - 21 cm)
Inf. : moitié inférieure (0 - 10,5 cm)

(*) Ces résultats montrent que la somme fraction légère et fraction lourde n'est jamais égale à 1.000. Cette dernière est, en effet, très argileuse et reste en partie collée sur les parois du filtre d'où une erreur importante. La terre initiale (horizon B) contient 1,2 à 1,5 pour 1 000 de matière organique libre. 10 pour 1.000 (luzerne) lui sont ajoutés à certains niveaux.

TABLEAU 29

BILAN DE LA TENEUR EN CARBONE (en p. mille de terre sèche)

Carbone des fractions		Etat initial	Etat final		
			Fermentations	Galeries	Déjections
1.	C total	7,6	5,3	5,88	5,32
	Pertes	—	— 2,3	— 1,7	— 2,28
2.	C fraction légère .	4.9	1.22	0.83	0.73
	Pertes	—	— 3,68	— 4,07	— 4,17
3.	C fraction lourde .	2,7			
	Gains	—	+ 1.41	+ 2,35	+ 1,89

Source : MNHN, Paris

b) Interprétation. L'évolution de la partie témoin (zone des fermentations) et celle de la partie travaillée par les animaux (galeries et turricules) se sont réalisées dans l'ensemble de la même manière. En effet, toutes ces terres indiquent une baisse générale de la teneur en carbone total. Leur interprétation peut être délicate du fait que les conditions physico-chimiques d'oxydoréduction sont différentes selon les zones considérées.

Le mécanisme général de l'évolution paraît donc être le suivant : la présence de matière organique fraîche dans un milieu humide s'accompagne inévitablement de fermentations, comme cela se produit dans le milieu naturel. Du fait du peu d'aération consécutive à l'humidité élevée, il se forme dans la masse des conditions réductrices qui se manifestent par une coloration verdâtre signalée précédemment.

Dans les zones affectées par le passage des animaux, la circulation de l'air est améliorée, ce que traduit des veines de couleur ocre s'étendant sur un cm de chaque côté de la galerie. Ces zones ont donc évolué dans des conditions relativement bien aérées. Ceci se manifeste par *une augmentation des pertes en carbone dues à une minéralisation plus importante que dans les masses en fermentation.*

En ce qui concerne les déjections, la disparition encore plus importante du carbone de la fraction légère est plus complexe à interpréter. Rejetées en surface, elles constituent un milieu plus aéré que les galeries et où la minéralisation est plus importante. En outre, la terre est passée dans le tube digestif des animaux qui ont prélevé certaines substances nutritives.

c) Conclusion. La fixation de la matière organique sur la fraction minérale paraît avoir lieu dans le même sens dans toutes les zones étudiées. La perte en carbone de la fraction légère n'est pas définitive pour le sol. L'action des animaux compense cette perte et permet une fixation d'une quantité moyenne de carbone de 25 % supérieure à celle fixée par les seules fermentations. Tout se passe comme si l'action des lombrics avait pour effet d'accélérer la transformation des matières organiques initiales (débris végétaux) en une substance voisine de l'humus et de les fixer sur la partie minérale du sol pour former le complexe argilo-humique. Cette fixation a pour effet de modifier les propriétés physiques des terres en améliorant leur stabilité structurale. Ce phénomène sera mis en évidence au chapitre suivant.

E. — COMPARAISON AVEC LE MILIEU NATUREL ET CONCLUSIONS

Les études réalisées dans le milieu naturel voisines des questions traitées dans ce chapitre sont peu nombreuses.

Raw 1960 évalue à 6 millions par acre le nombre de galeries de lombrics dans un sol sous luzerne, soit 15 fois moins que dans cette série d'élevages.

Lunt et Jacobson 1944 signalent un enrichissement des turricules en carbone, mais sans faire de différence entre le carbone des débris végétaux et le carbone de la matière organique humifiée et liée à la matière minérale.

1. Influence du milieu sur l'activité des lombrics.

a) L'étude de la morphologie périphérique des élevages met en évidence l'influence de la *localisation* et de la profondeur d'enfouissement de la luzerne sur l'activité des vers.

L. terrestris a son activité maximale lorsque la luzerne est dans les 20 cm supérieurs, *A. icterica* lorsque la luzerne est en couverture. Il serait intéressant d'évaluer dans le milieu naturel les modifications morphologiques provoquées par des populations de Lombricides où prédomine soit *L. terrestris*, soit *A. icterica* après enfouissement de la luzerne à diverses profondeurs et de voir s'il est possible ainsi d'agir sur les propriétés agronomiques du milieu comme la porosité, par exemple.

b) Dans un même milieu l'activité dépend aussi de *l'espèce. L. terrestris* manifeste une activité supérieure à *A icteria* dans les zones bien oxygénées proches de la surface. L'inverse se produit en profondeur à proximité du plan d'eau.

Source : MNHN, Paris

2. **Action des lombrics sur le milieu.**

a) L'ACTION DIRECTE des vers sur le milieu d'élevage se manifeste par :

— les modifications de la morphologie périphérique et superficielle caractéristiques de l'espèce.

L. terrestris remonte des turricules et développe son réseau de galeries surtout en surface. *A. icterica* rejette ses turricules dans ses galeries qu'il construit surtout en profondeur.

— la construction d'une *structure grumeleuse* dans les turricules d'une structure très compacte autour des galeries et l'élévation du niveau structural de l'ensemble du milieu.

— l'augmentation de la porosité du milieu dans des proportions d'environ 50 % (pores de 3 à 9 mm).

— l'évolution de la matière organique introduite. Les lombrics augmentent la *minéralisation* de la luzerne de 10 % et la fixation des substances évoluées de 25 % en moyenne. Ces résultats et cette distinction des deux formes de matière organique dans les turricules et les parois des galeries sont *originaux*. Les turricules et les parois des galeries des zones non enrichies ont une teneur en carbone *total* supérieure à celle de terre initiale. L'inverse se produit dans les zones enrichies en luzerne, par suite du métabolisme des vers.

b) L'ACTION INDIRECTE est une conséquence de la pénétration de l'air par les galeries. Ces nouvelles conditions d'anaérobiose orientent des phénomènes microbiologiques et physico-chimiques.

— La minéralisation de la matière organique est plus rapide dans les turricules et la paroi des galeries des zones superficielles.

— la *microgleyification* est mise en évidence sur des lames minces. Cette description micromorphologique d'une migration et d'un dépôt de fer autour des galeries de lombrics est originale.

Le *manchon* des galeries peut donc se former par la *superposition de quatre phénomènes* d'origine biochimique et biologique (dépôt matière humique) mécanique (tassement des agrégats) et physico-chimique (précipitation du fer en auréoles concentriques).

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VIII

MILIEUX AVEC LUZERNE ET CALCAIRE

Dans le milieu naturel, le calcaire est un facteur important de pédogénèse et de fertilité. Il est présent soit en profondeur dans la roche mère, soit en surface dans les sols agricoles amendés. Des travaux d'écologie (SAUSSEY, 1966) signalent par ailleurs des populations de Lombricides abondantes dans les sols calcaires. Nous avons cherché par cette série d'élevages à mettre en évidence les modifications morphologiques réalisées par des lombrics en présence de calcaire.

A. — CONDITIONS GÉNÉRALES DES ESSAIS

Les essais de ce chapitre ont été conduits parallèlement à ceux du chapitre précédent. Une seule différence, ils portent sur des milieux contenant du calcaire en mélange avec la luzerne ou présent à un autre niveau.

Les divers points traités dans ce chapitre se succéderont comme dans le précédent. Toutefois, les conditions générales des essais étant identiques, sauf l'introduction du calcaire (chap. I, c, 3), elles ne seront pas reprises. Les résultats vont mettre en évidence, comme précédemment, deux aspects complémentaires des relations faune-sol :

1° L'influence de la nature du milieu sur l'activité des Lombricides.

2° Les modifications morphologiques que cette activité provoque dans les milieux d'élevage et plus particulièrement leurs relations avec la stabilité des structures construites par les lombrics.

B. — PHYSIONOMIE GÉNÉRALE DES ÉLEVAGES

Cette série d'élevages comporte vingt-quatre essais. Leurs aspects sont souvent très voisins de ceux de la série précédente, aussi, ne sera-t-il fait état, ici, que des caractéristiques nouvelles en relation avec la présence du calcaire.

Les milieux sont de deux types : le premier est formé par la superposition de *trois zones* dont deux contiennent chacune, soit la luzerne (1 %), soit le calcaire (1 %), le second par *deux zones* dont l'une est enrichie simultanément en luzerne et en calcaire dans les mêmes proportions. La disposition des matériaux dans les élevages est représentée au tableau 30.

TABLEAU 30

DISPOSITION DES MATÉRIAUX : LUZERNE ET CALCAIRE

Dispositions des matériaux	Milieux à 3 zones				Milieux à 2 zones				Espèce	Durée des élevages
T = témoin sans animaux	T		T		T		T			
N°s essais	42 62	43 44 63 64	45 65	46 47 66 67	48 68	49 50 69 70	51 71	52 53 72 73	*L. terrestris* *A. icterica*	3 mois 18 mois

En blanc : horizon B d'un sol de limon.
En hachures : horizon B + 1 % de luzerne.
En quadrillé : horizon B + 1 % de calcaire.

Source : MNHN, Paris

Longueur des galeries périphériques construites par *L. terrestris* en trois mois en fonction de la profondeur dans des milieux enrichis à des niveaux différents en luzerne et en calcaire.

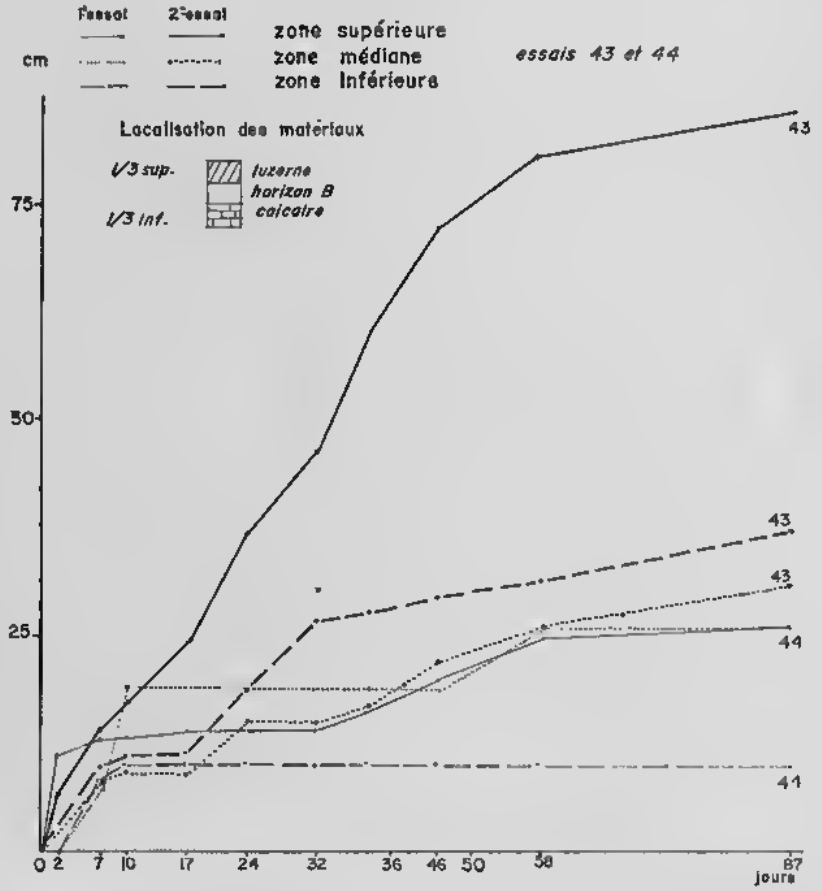


Fig. 35. — Luzerne dans le 1/3 supérieur, calcaire dans le 1/3 inférieur.

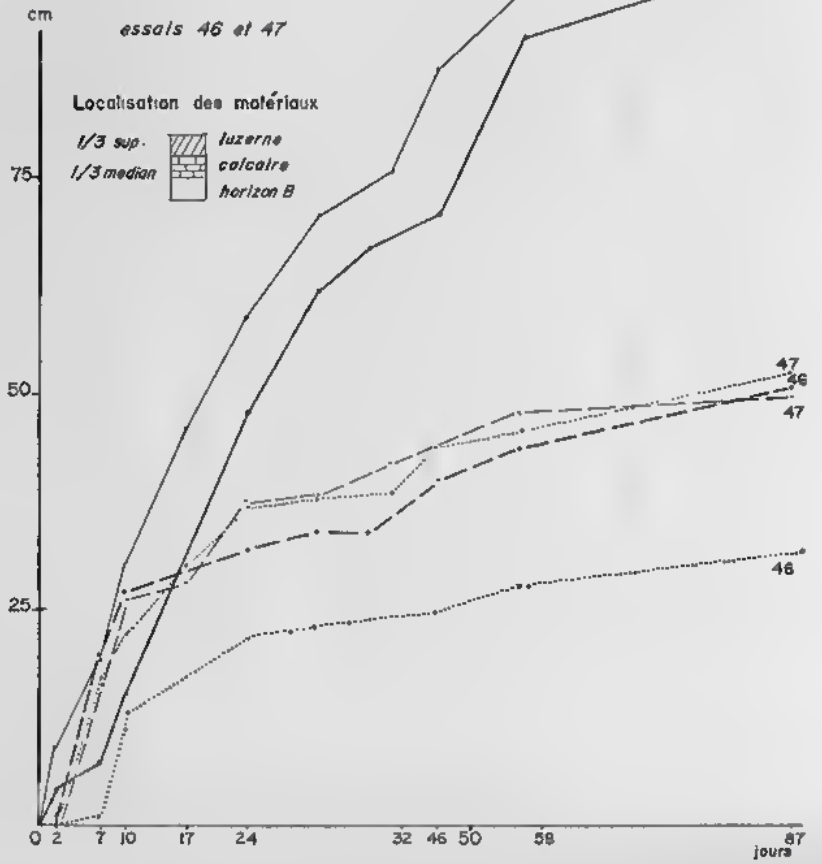


Fig. 36. — Luzerne dans le 1/3 supérieur, calcaire dans le 1/3 médian.

Source : MNHN, Paris

Longueur des galeries périphériques construites par *L. terrestris* en trois mois en fonction de la profondeur dans les milieux enrichis au même niveau en luzerne et en calcaire.

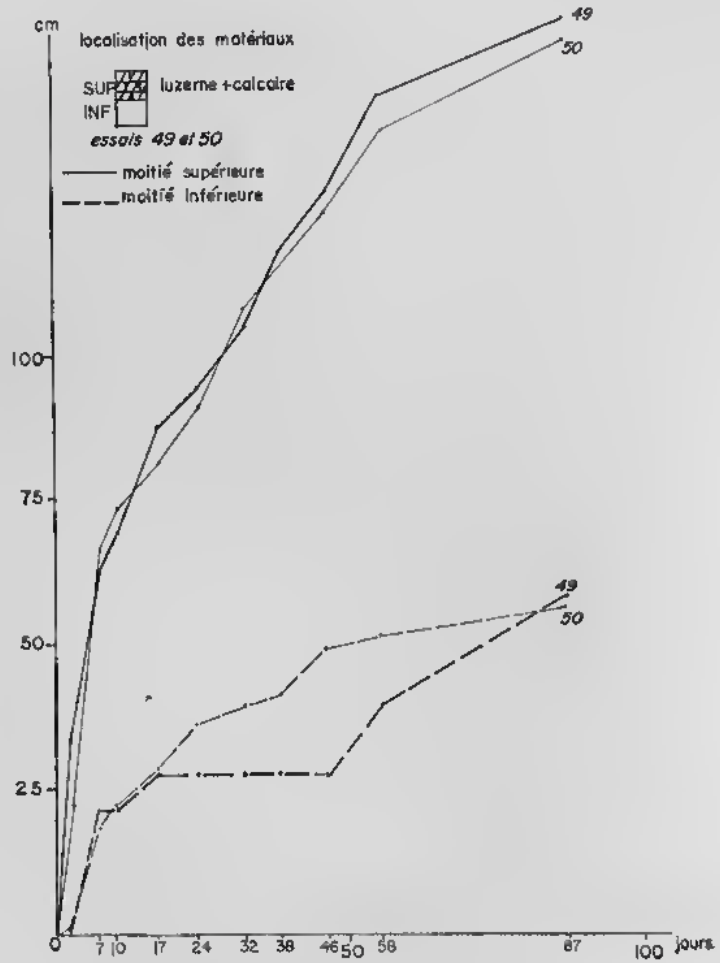


Fig. 37. — Dans leur moitié supérieure.

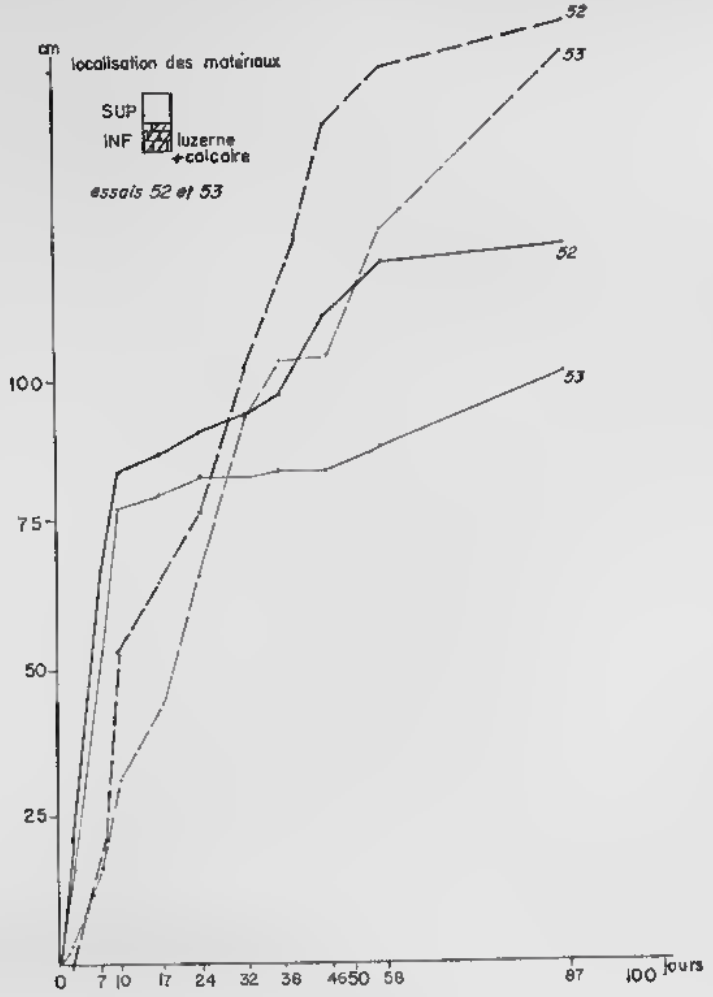


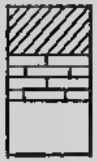
Fig. 38. — Dans leur moitié inférieure.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 31

LONGUEUR DES GALERIES PÉRIPHÉRIQUES CONSTRUITES PAR *L. terrestris* EN TROIS MOIS DANS DES MILIEUX ENRICHIS EN LUZERNE ET EN CALCAIRE

(exprimée en cm)

Schémas des milieux	N°s des essais		Nombre de jours 2	7	10	17	24	32	38	46	Total en 46 jours par niveau	par essai	Moyenne de 2 essais	Nombre de jours 58	87	Total selon profondeur	en 3 mois par essai	Moyenne de 2 essais
	43	S	6	8	3	7	13	9	15	12	73			8	5	86		
		M	0	8	1	0	6	0	2	5	22	124		4	5	31	154	
		F	0	10	1	0	7	8	1	2	29		86	2	6	37		108
	44	S	11	2	0	1	0	0	2	4	20			5	1	26		
		M	0	7	12	0	0	0	0	0	19	49		7	0	26	62	
		F	0	8	2	0	0	0	0	0	10			0	0	10		
	46	S	4	3	8	—	33	14	5	4	71			20	10	101		
		M	0	1	12	—	9	1	1	1	25	137		3	4	32	185	
		F	0	20	7	—	5	2	0	6	41		156	4	7	52		198
	47	F	9	10	11	16	13	12	5	12	88			10	11	109		
		M	1	16	5	8	7	1	1	5	44	176		2	7	53	212	
		F	0	16	10	2	9	1	4	2	44			4	2	50		
	49	Sup.	33	29	7	18	7	11	13	10	128	155		17	13	158	216	213
		Inf.	0	21	0	6	0	0	0	0	27		164	12	19	58		
	50	Sup.	22	44	7	8	10	17	8	9	125	174		14	15	154	210	
		Inf.	1	17	4	6	8	3	2	8	49			2	5	56		
	52	Sup.	21	46	17	3	4	3	4	13	111	255		9	3	123	285	271
		Inf.	0	21	32	12	12	25	22	20	144		221	10	8	162		
	53	Sup.	16	37	25	2	3	0	1	0	84	188		4	13	101	258	
		Inf.	3	13	15	13	22	27	10	1	104			22	31	157		
	Total											1 258					1 582	

En blanc : horizon B
En hachures : horizon B + 1 p. 100 luzerne
En quadrillé : horizon B + p. 100 calcaire

Sup. : moitié supérieure (0 - 10,5 cm)
Inf. : moitié inférieure (10,5 - 21 cm)

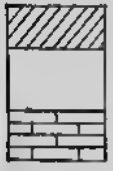
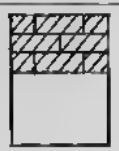
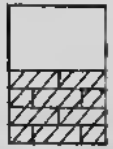
S : zone supérieure (14 — 21 cm)
M : zone moyenne (7 - 14 cm)
I : zone inférieure (0 — 7 cm)

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 32

LONGUEUR DES GALERIES PÉRIPHÉRIQUES CONSTRUITES PAR *A. icterica* EN 18 MOIS DANS DES MILIEUX ENRICHIS EN LUZERNE ET EN CALCAIRE

(exprimée en cm)

Schémas des milieux	N°s des essais	Nombre de jours			Total en 45 jours		Moyenne de 2 essais	Nombre de jours										Total en 18 mois		Moyenne de 2 essais
		15	30	45	par niveau	par essais		60	75	90	105	125	174	315	390	472	524	par niveau	par essai	
	63 S	17	46	19	82	199	185	43	25	29	7	2	30	8	30	33	20	309	755	775
	M	22	49	14	85			28	6	12	3	4	20	12	24	26	26	246		
	F	12	8	12	32			20	6	23	12	14	31	20	17	19	6	200		
	64 S	48	18	36	102	171		47	30	58	20	23	40	15	32	35	10	412	796	
	M	20	7	9	36			18	14	17	11	9	17	28	27	30	20	227		
	F	6	3	24	33			16	21	15	7	8	13	13	14	15	2	157		
	66 S	57	25	24	106	131	119	54	28	41	26	60	60	24	22	24	7	452	817	733
	M	3	5	15	23			42	6	18	11	13	25	37	21	23	20	239		
	F	0	1	1	2			20	4	13	5	5	11	24	12	13	17	126		
	67 S	50	4	15	69	107		32	6	9	15	22	67	47	48	53	24	392	649	
	M	0	2	16	18			15	4	11	10	11	26	13	13	14	16	151		
	F	0	4	16	20			11	4	5	7	16	13	11	3	4	12	106		
	69 Sup.	25	19	22	66	80	64	20	18	—	4	8	10	30	35	38	68	297	422	483
	Inf.	7	4	3	14			5	21	—	19	2	2	28	11	12	11	125		
	70 Sup.	17	7	14	38	48		11	13	—	12	24	40	50	58	64	69	379	544	
	Inf.	2	2	6	10			8	2	—	10	20	12	19	33	36	15	165		
	72 Sup.	7	2	6	15	75	71	19	11	—	14	2	8	30	24	26	6	155	563	498
	Inf.	31	17	12	60			36	16	—	20	12	35	49	67	73	40	408		
	73 Sup.	2	0	1	3	67		7	2	—	5	5	18	38	8	9	4	99	433	
	Inf.	14	25	25	64			36	12	—	1	22	42	65	22	24	46	334		
	Total					878													4979	

En blanc : Horizon B d'un sol de limon (Versailles)
En hachures : Horizon B + calcaire (1 %)
En quadrillé : Horizon B + luzerne (1 %)

S : zone supérieure (14 - 21 cm)
F : zone inférieure (0 - 7 cm)
M : zone moyenne (7 - 14 cm)

Source : MNHN, Paris

Longueur des galeries périphériques construites par *A. icterica* en dix-huit mois en fonction de la profondeur dans des milieux enrichis à des niveaux différents en luzerne et en calcaire.

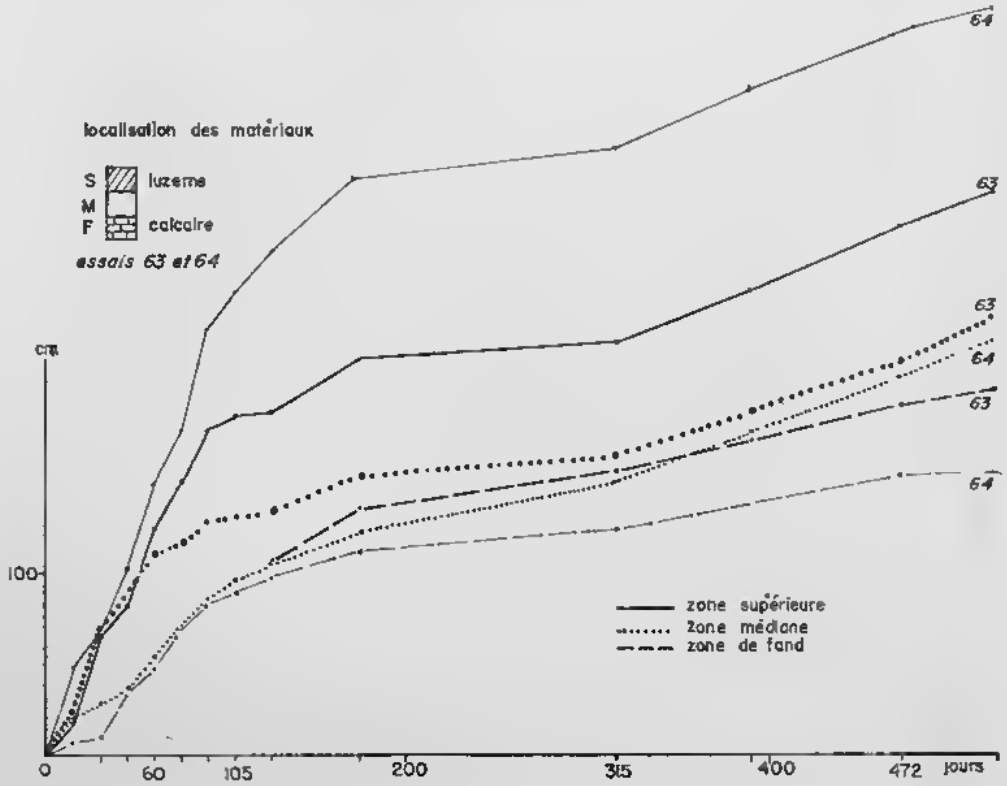


FIG. 39. — Luzerne dans le 1/3 supérieur, calcaire dans le 1/3 inférieur.

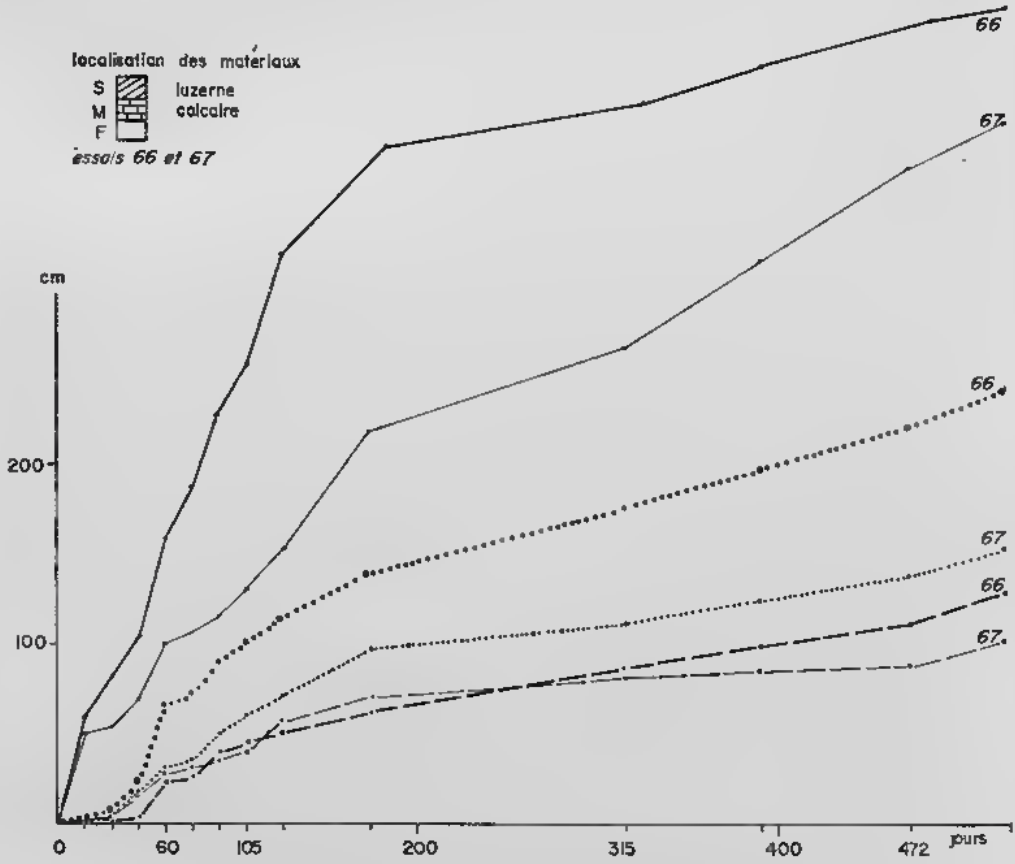


FIG. 40. — Luzerne dans le 1/3 supérieur, calcaire dans le 1/3 médian.

Source : MNHN, Paris

Longueur des galeries périphériques construites par *A. icterica* en dix-huit mois en fonction de la profondeur dans des milieux enrichis au même niveau en luzerne et en calcaire.

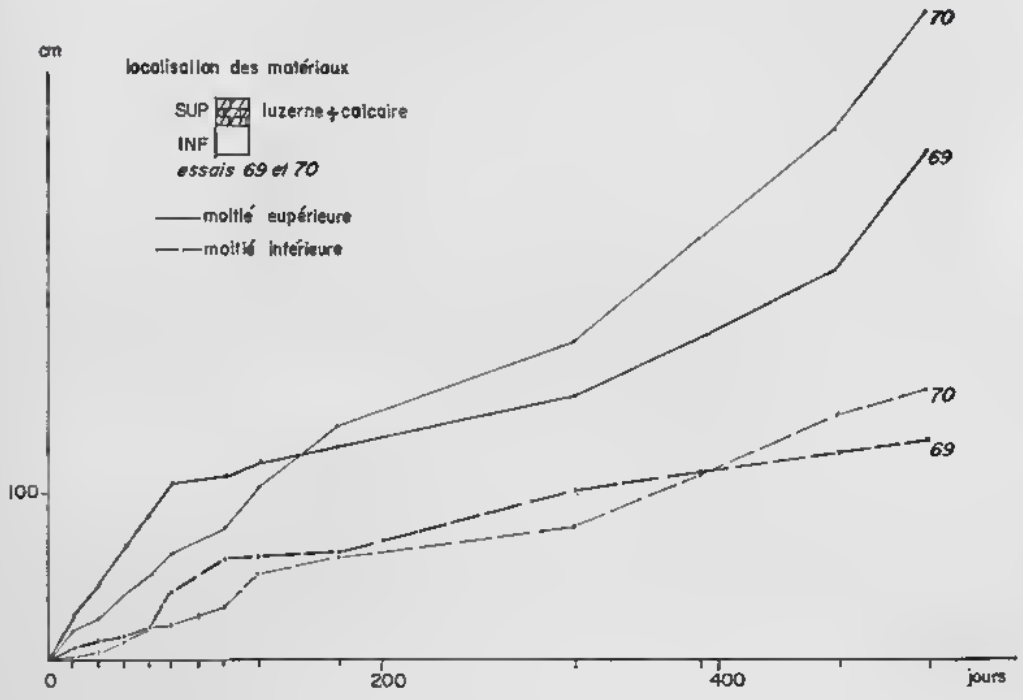


FIG. 41. — Dans leur moitié supérieure.

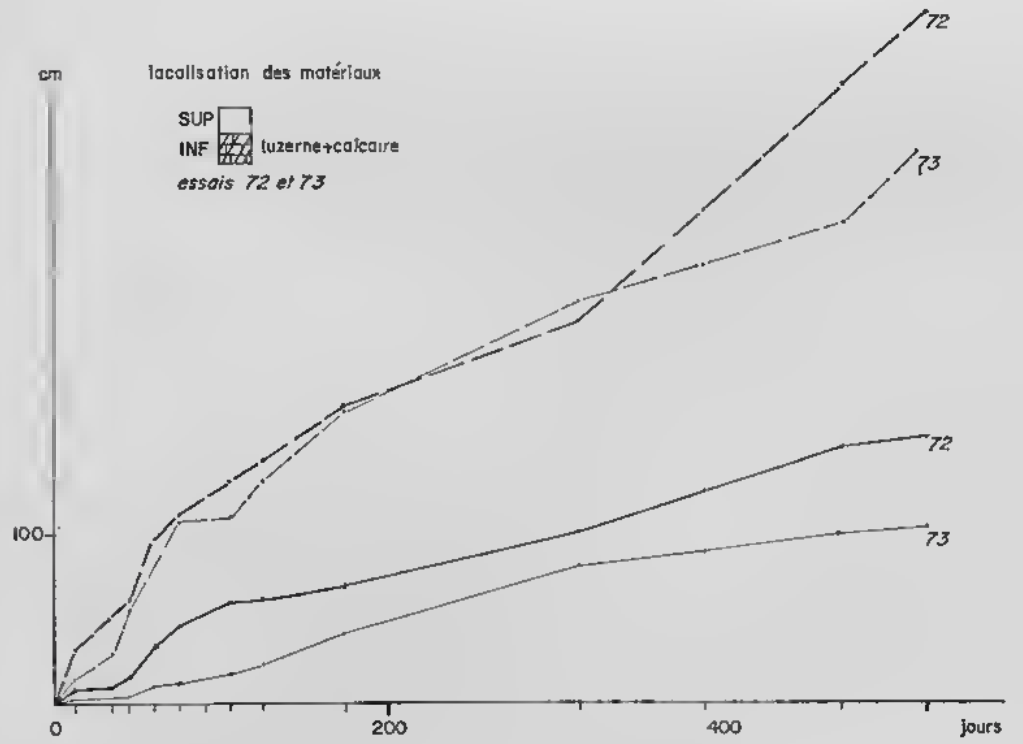


FIG. 42. — Dans leur moitié inférieure.

Source : MNHN, Paris

Dans l'ensemble, la morphologie générale de cette série d'élevages est moins diversifiée que la précédente (fig. 25). Les galeries sont en effet disposées en réseau dans tous les milieux. Seule leur densité est différente selon la localisation des matériaux.

L'activité la plus intense se manifeste dans les zones enrichies en luzerne et en calcaire. La densité du réseau de galeries y est telle que ces parties se fragmentent complètement au démoulage. Viennent ensuite les zones enrichies en luzerne, puis celles formées par de l'horizon B et enfin les zones enrichies en calcaire. Les mesures de longueur des galeries périphériques confirmeront cette succession.

Le calcaire seul n'a donc en lui-même que peu d'effet sur l'activité des Lombricides, mais, en présence de matière organique il intensifie le déplacement des animaux.

Une zone de tassement de quelques millimètres entoure chaque galerie. Elle se différencie de la masse de l'horizon B non travaillée par la disparition des agrégats et par une coloration plus claire.

En effet, après séchage, les monolithes montreront très nettement à l'intérieur de toutes les galeries l'accumulation d'une poudre blanche. C'est *un dépôt de carbonate de calcium* dont la structure et l'origine seront interprétées à la fin de ce chapitre comme une *recristallisation*.

C. — RÉSULTATS DE L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

1° Evolution de la morphologie des élevages.

a) Morphologie périphérique. Le développement des réseaux de galeries périphériques construits par *L. terrestris* est comparé à ceux construits par *A. icterica* en fonction du temps, de la profondeur et de la localisation des matériaux.

Chaque type de milieu est reproduit quatre fois. Deux essais sont des élevages de courte durée (trois mois) de *L. terrestris*, les deux autres de longue durée (18 mois) de *A. icterica*. La longueur des galeries périphériques est mesurée au fur et à mesure de leur apparition, à deux niveaux pour les milieux où les matériaux sont répartis sur deux étages, à trois niveaux pour les milieux où les matériaux sont superposés sur trois étages. L'évolution de la morphologie périphérique de chaque élevage est en conséquence représentée par deux ou trois courbes selon les cas.

Les relevés sont rassemblés aux tableaux 31 et 32. Les figures correspondantes (35 à 42), sommations des relevés, groupent chacune des résultats de deux essais identiques pour mettre en évidence les *limites de variation des expériences*. Dans l'ensemble, les courbes figurant des niveaux analogues ont toujours la même allure générale et sont souvent presque jointives.

> Un cas sur seize fait toutefois exception, les courbes représentatives de l'essai 44 (fig. 35) sont en effet très différentes de son double (essai 43). La cause est vraisemblablement à rechercher dans l'état physiologique des lombrics de cet élevage.

— *L. terrestris*. La *morphologie périphérique* qu'il crée (tabl. 31, fig. 35 à 38) montre qu'en 3 mois :

1° la longueur des galeries des élevages à deux niveaux est 1,5 fois plus importante après 1 mois et demi que celle des élevages à trois niveaux. Cette proportion passe à 1,6 en 3 mois;

2° la classification des réseaux par ordre décroissant est la suivante :

(a) *milieux à deux niveaux*. Luzerne et calcaire dans la moitié inférieure (n° 52-53); luzerne et calcaire dans la moitié supérieure (n° 49-50);

(b) *milieux à trois niveaux*. Luzerne dans le tiers supérieur, calcaire dans le tiers médian (n° 46-47); luzerne dans le tiers supérieur, calcaire dans le tiers inférieur (n° 43-44).

— *A. icterica*. La morphologie périphérique créée dans les mêmes milieux (tabl. 32, fig. 39 à 42) montre qu'inversement en 18 mois :

1° la longueur totale des galeries périphériques est supérieure dans les milieux à 3 niveaux à celle des milieux à deux niveaux. Cette supériorité diminue

Source : MNHN, Paris

en fonction du temps, elle est de 2,2 après un mois et demi d'élevage et passe à 1,5 après dix-huit mois.

2° Les réseaux périphériques se classent ici par ordre décroissant de la manière suivante :

(a) *milieux à trois niveaux.* Luzerne dans le tiers supérieur, calcaire dans le tiers inférieur (n° 63-64); luzerne dans le tiers supérieur, calcaire dans le tiers médian (n° 66-67);

(b) *milieux à deux niveaux.* Luzerne et calcaire dans la moitié inférieure (n° 72-73); luzerne et calcaire dans la moitié supérieure (n° 69-70).

EN RESUME, le milieu influence l'activité des Lombricides qui n'agissent sur lui que dans leurs limites spécifiques.

b) MORPHOLOGIE SUPERFICIELLE. A la surface des élevages *L. terrestris* rejette des turricules. Leurs poids, relevés périodiquement, figurent au tableau 33 et leurs sommations à la figure 43.

Comparons cette morphologie superficielle à la morphologie périphérique (tabl. 31). Elles expriment toutes deux l'activité des mêmes animaux, dans les

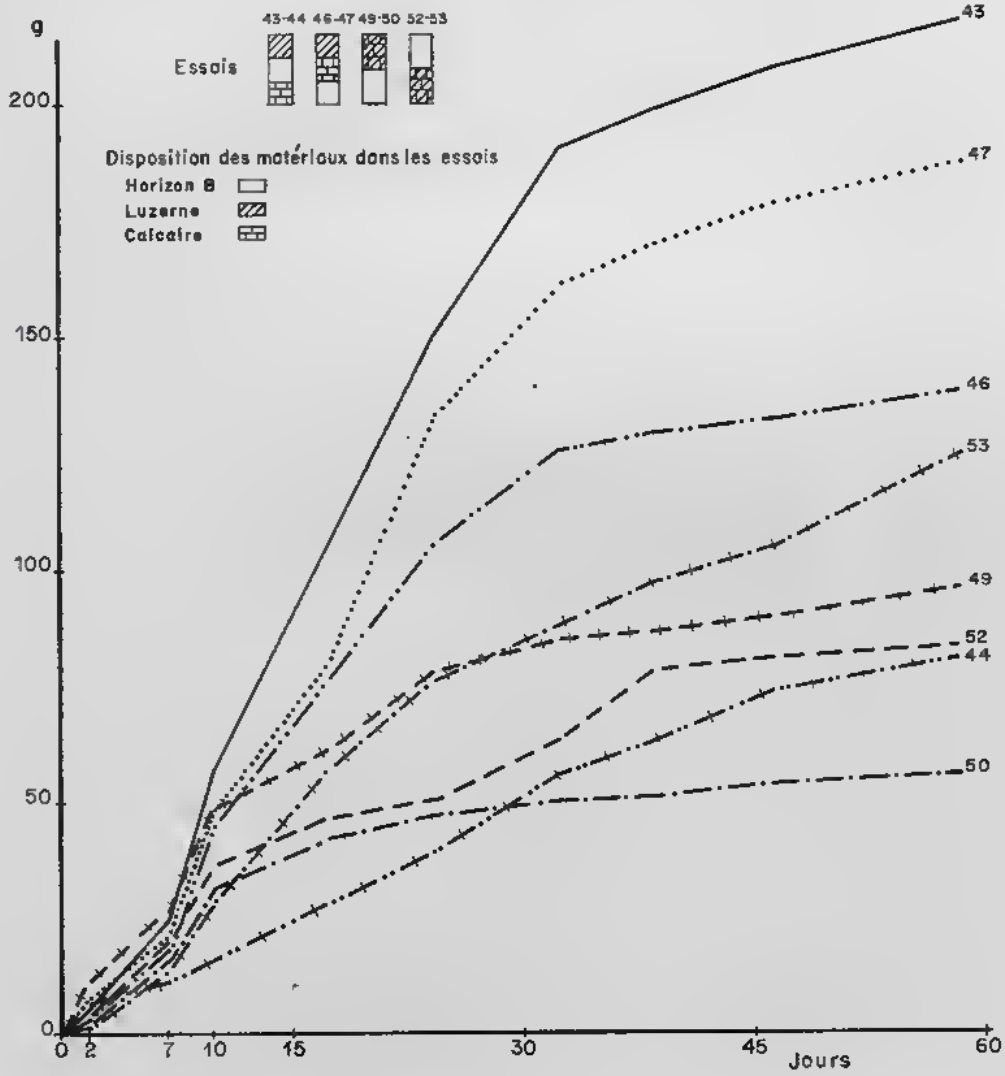


FIG. 43. — Quantité de turricules formés par *L. terrestris* en deux mois à la surface de milieux enrichis en luzerne et en calcaire.

Source : MNHN, Paris

mêmes milieux. Dans l'ensemble, la production de turricules n'a pas de relation avec l'importance des réseaux de galeries. Cependant, le décalage de courbes entre les deux essais identiques 43 et 44 (fig. 35) se manifeste aussi bien dans la quantité de turricules formés que dans la longueur des galeries périphériques.

La morphologie superficielle caractérisée par la production de turricules peut donner un *indice de l'activité* des Lombricides dans un milieu. Mais elle ne peut représenter quantitativement, ici, les transformations enregistrées par la morphologie périphérique. Comme pour la morphologie interne, elle ne peut fournir qu'un complément d'information.

2. **Etat micromorphologique en fin d'élevage.**

a) La porosité. Les agrandissements photographiques (× 4,3) des lames minces de deux élevages (*A. icterica*, 18 mois) contenant du calcaire et de la luzerne soit dans leur moitié supérieure, soit dans leur moitié inférieure, sont analysés par le réseau à maille carrée.

Le tableau 34 donne la classification dimensionnelle de leurs pores et la figure 44 la représentation de leur porosité. Ces résultats montrent que la porosité des zones enrichies est 2,5 à 3 fois supérieure à celle des zones non enrichies. Ils vont dans le même sens que ceux donnés par la morphologie périphérique et confirment ainsi les conclusions du chapitre précédent sur cette même question : le parallélisme entre l'activité périphérique et interne.

A. icterica crée ainsi des pores dont le diamètre moyen est situé entre 3,45 et 9,3 mm (catégories 3 à 5). Les plus petits correspondent à des galeries simples et les plus grands à des loges d'habitation ou à des galeries élargies par suite de leur passage fréquent. Les pores des catégories 1 et 2 (1,1 à 2,3 mm) dépendent du mode de préparation du milieu et ne sont pas influencés par l'activité animale. Leur importance est assez variable mais n'affecte l'ensemble de la porosité de chaque zone que de 6 à 8 %.

b) Les structures. L'observation microscopique de 35 plaques minces montre qu'en fin d'élevage, les milieux peuvent présenter trois types de formations nouvelles par rapport aux milieux initiaux : des structures dues à l'activité animale identique à celle du chapitre précédent (voir chap. VII C 2), des traces de migrations physico-chimiques et des formations où ces deux phénomènes sont associés.

c) Les faits micropédologiques. Certains phénomènes pédologiques courants à l'échelle du profil en place existent aussi dans les microprofils artificiels réalisés par les milieux d'élevage. Ils y laissent des traces microscopiques, visibles dans les lames minces, qui représentent divers stades de leur évolution. Elles sont appelées faits micropédologiques et concernent aussi bien les modifications du squelette que celles du ciment du sol (chap. IV, B). Ces faits s'observent dans les milieux témoins sans animaux et dans les milieux d'élevages. Ils ne dépendent donc pas de l'activité animale et sont dus à des phénomènes physico-chimiques.

(a) **Squelette.** — Les grains minéraux du squelette n'évoluent pas en cours d'expérience, par contre, les *particules de luzerne* se décomposent et s'humifient par endroit (fig. 45, phot. 24), sous l'effet des microorganismes (1).

En fin d'expérience, subsistent surtout les fibres ligneuses, les débris cellulosiques peu nombreux et plus petits, fortement colorés en brun foncé par les substances humiques. Ces produits bruns migrent légèrement et teintent le ciment argileux voisin. La particule de luzerne est très souvent associée à un pore anguleux dont l'origine est, soit le dégagement gazeux dû aux fermentations, soit la rétraction de la masse à la dessiccation.

(b) **Ciment.** — La masse argileuse *amorphe*, s'oriente autour des grains du squelette (quartz) en une pellicule de 5 à 10 μ qui polarise en jaune du deuxième ordre. Elle se concentre aussi par endroit en dépôts fortement orientés de 50 à 2.000 μ (fig. 46, photos 25 et 26). Ces derniers peuvent être associés à du fer, de la matière organique ou du calcaire et constituer des faits micropédologiques.

(1) Des phénomènes identiques se déroulent dans les essais de la série précédente (chap. VII).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 33

QUANTITÉ DE TURRICULES FORMÉS PAR *L. terrestris* EN 2 MOIS
A LA SURFACE DE MILIEUX ENRICHIS EN LUZERNE ET EN CALCAIRE
(exprimée en grammes)

Schémas des milieux	N° des Essais	Nombre de jours									Total	Moyenne de 2 essais
		2	7	10	17	24	32	38	46	58		
	43	4,7	19,3	32,3	48,4	46,2	39,6	8,5	8,7	10,2	217,9	150,1
	44	6,7	4,7	5,3	12	11,3	16,9	6,5	11,4	7,6	82,4	
	46	2,7	15,2	26,4	33	29	20,7	3.4	3,5	6,2	140,1	164,2
	47	6,2	15,7	25,8	31,6	54	28.2	9.8	8,7	8,4	188,4	
	49	10,7	16,4	23	13,1	17	6,7	2	3	6,1	116,0	86,9
	50	2,8	14,4	15,7	11,2	5,3	3,4	0.4	3,4	1,3	57,9	
	52	3	18,6	16,2	9,4	3,8	12,8	15,2	2,7	2,1	83,8	110,9
	53	1.4	13,3	24	28,4	22,8	12,4	9	6,7	20,1	138,1	
										Total	1.024,6	

En blanc : horizon B d'un sol de limon.
En hachures : horizon B + 1 % de luzerne.
En quadrillé : horizon B + 1 % de calcaire.

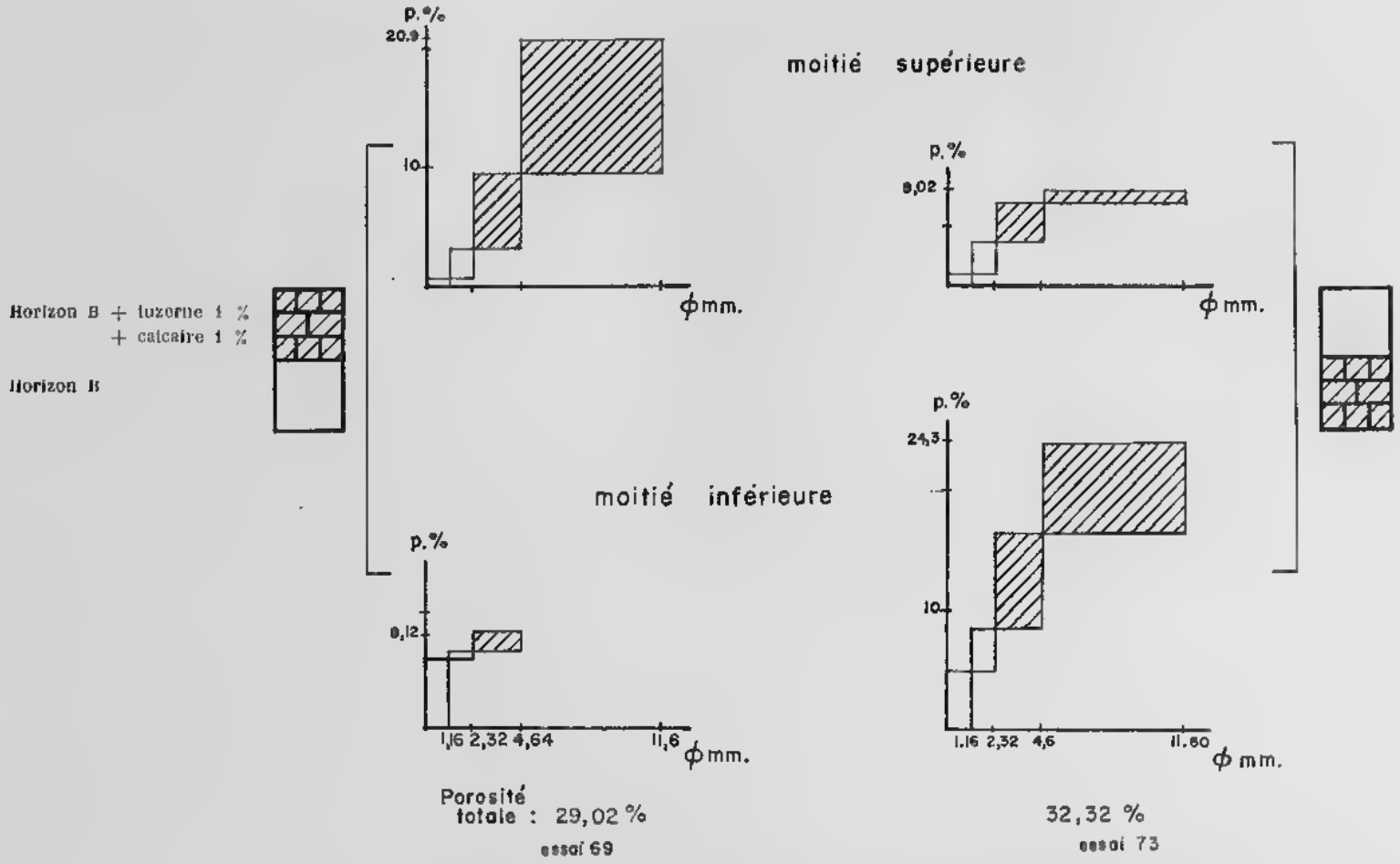
TABLEAU 34

POROSITÉ CRÉÉE PAR *A. icteria* EN 18 MOIS
DANS DES MILIEUX ENRICHIS EN CALCAIRE ET EN LUZERNE

Catégories	1	2	3	4	Total
Taille des pores mm	1,1	1,1-2,3	2,3-4.6	4,6-11,6	
Essai 69	Luzerne et calcaire dans la moitié supérieure				
Sup. nombre de pores ..	25	32	40	30	29
Porosité %	0,6	2,6	6,4	11,3	20,9
Inf. nombre de pores ..	49,9	15	24	0	
Porosité %	3.9	0,52	1,7	0	8,12
Essai 73	Luzerne et calcaire dans la moitié inférieure				
Sup. nombre de pores ..	47	37	24	3	32,3
Porosité %	1,1	2,6	3,35	0.97	8,02
Inf nombre de pores ..	300	72	80	10	
Porosité %	5	3,6	8.1	7,6	24,3

Sup. : moitié supérieure (10,5 — 21 cm).
Inf. : moitié inférieure (0 — 10,5).

Source : MNHN, Paris



En blanc : porosité due à l'activité des microorganismes. *En hachures* : porosité due à l'activité des lombrics

FIG. 44. — Porosité créée par *A. icterica* en dix-huit mois dans des milieux enrichis en calcaire et en luzerne.

Source : MNHN, Paris

indices de phénomènes de pédogenèse. Leur localisation, leur nature minéralogique, leur structure et leur degré de continuité avec les éléments du squelette et du ciment permettent de définir des zones de diffusion, d'illuviation et de microgleyification.

Les plages d'*argile orientée* n'ont pas de contours précis, l'argile y semble venue de zones voisines par diffusion. Elle adhère aux particules minérales et ne montre pas de sens d'écoulement. Par contre, les plages argileuses fortement orientées ont des contours bien nets. Elles se séparent souvent des particules du squelette et présentent un aspect fluidal strié ou laminé (fig. 17 b) qui indique un sens d'écoulement ou de compaction. Elle est localisée soit autour des grains minéraux très espacés, soit au voisinage des fissures et des pores. Ces dépôts ont une origine illuviale comparable dans le sol en place aux dépôts formés par la circulation de l'eau. Dans ces milieux expérimentaux, sous l'effet de l'évaporation de surface, l'eau de la base a, par ascension capillaire, alimenté les zones supérieures et entraîné de l'argile.

Les trois formes d'argile : amorphe, orientée et fortement orientée peuvent être associées à des *oxydes de fer*, des matières humiques ou du calcaire selon la nature des matériaux du milieu (fig. 46). La luzerne, matière organique fermentescible, provoque la solubilisation du fer présent dans les concrétions de l'horizon B (fig. 17 b) sous forme de fer ferreux (phot. 12).

Il migre avec les solutions du sol et précipite sous forme d'oxydes ferriques dans les zones aérées (pores, fissures, surface du milieu). Il donne à l'argile, en lumière naturelle, une couleur rouille caractéristique.

> Ces phénomènes de solubilisation, migrations et précipitations de fer, visibles ici à l'échelle microscopique, sont de même nature que ceux décrits dans les élevages enrichis en luzerne lors de la formation du « gley » (photo 12). Il s'agit aussi, ici, d'une *microgleyification*. Les taches ferrugineuses des plaques minces de cette série d'élevages ont été comparées avec celles d'un sol naturel (Pseudogley sur loess). Leur fréquence et leur disposition dans les milieux expérimentaux sont comparables à celles du sol en place.

L'argile peut être aussi associée à de fines particules de *calcite* (fig. 47). Le calcaire (Co_3 Ca) en poudre introduit dans les milieux en début d'expérience se solubilise, en présence du Co_2 issu des fermentations, sous forme de bicarbonate de calcium. Il migre avec les solutions et précipite dans les zones aérées, sous forme de calcite au niveau des fissures (fig. 47, photos 27 et 29), des pores (fig. 49) dans les plages argileuses ou autour des grains de carbonate de calcium initiaux.

(c) **Cristallisation et concrétions.** — C'est dans les fentes ou les grands pores que les recristallisations à partir des solutions du sol prennent tout leur développement. Les cristaux les plus grands se situent dans la lumière des vides. Ceci est encore plus marqué pour la *calcédoine* que pour la calcite. Cette calcédoine se situe souvent dans des pores (photos 28 à 31) ou près de la lumière des galeries (photo 31), et se prolonge par des ramifications dans la masse environnante. Elle est blanche en lumière naturelle, parfois légèrement teintée par du fer ou de l'argile et polarise dans les teintes du quartz (blanc du premier ordre).

La forme des cristaux est variable. Ils sont ou automorphes, groupés en mosaïque et en éventail (fig. 52), ou hétéromorphes groupés en puzzle et en éventail (fig. 53, photo 30). Ces cristallisations de calcédoine semblent bien s'être formées pendant les élevages et dans les conditions suivantes : moitié inférieure du milieu, proche du plan d'eau, humidité voisine 25 %, température entre 16 et 22 degrés, durée 18 mois. La recherche de l'origine de ces formations est en cours.

Ces néoformations minérales rapides doivent être comparées (1) :

— à des expériences de solubilisation : à partir de cristaux quartz 7 mg/litre à 18-22° en 40 jours (Siever 1957, Krauskopf 1959) et de silification, d'une dolomie argileuse (Bisque 1962);

— et à des faits observés dans la nature : formation de gel de silice dans le fleuve Mississipi (H. et G. Termier, 1956), présence de calcédoine dans des sols australiens (2) (Bresse, 1960).

(1) Faits cités par Millot 1964.
(2) Faits cités par Brewer 1964.

Source : MNHN, Paris

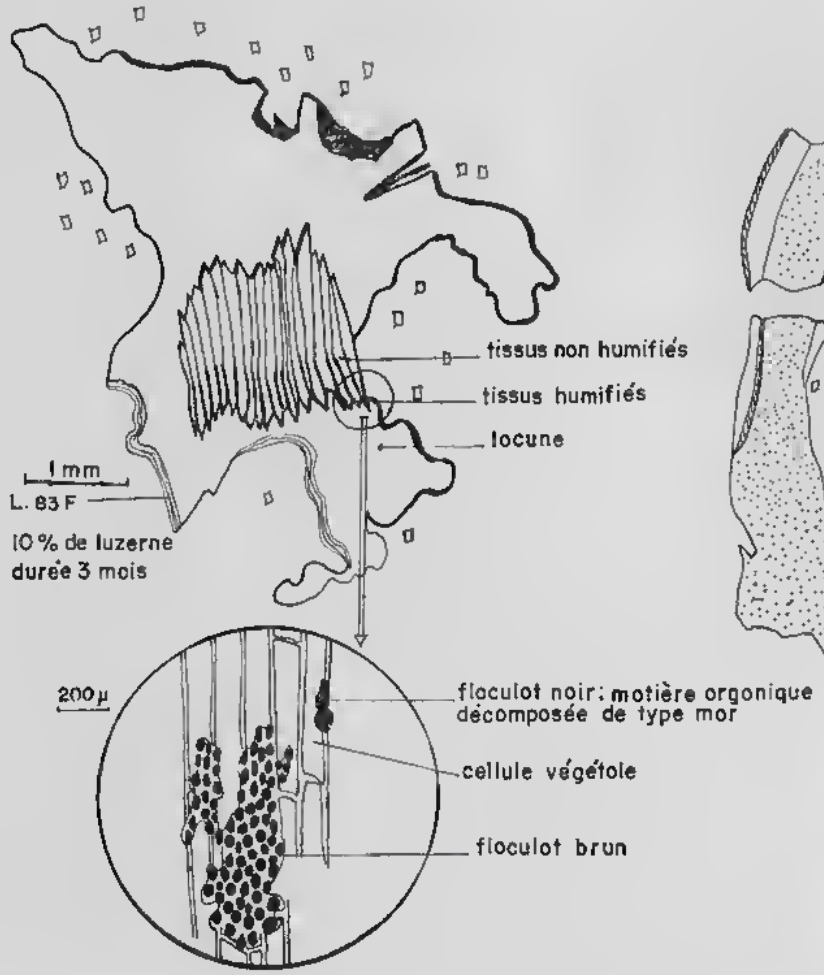


Fig. 45. — Humification de la luzerne (*voir photo 28*).

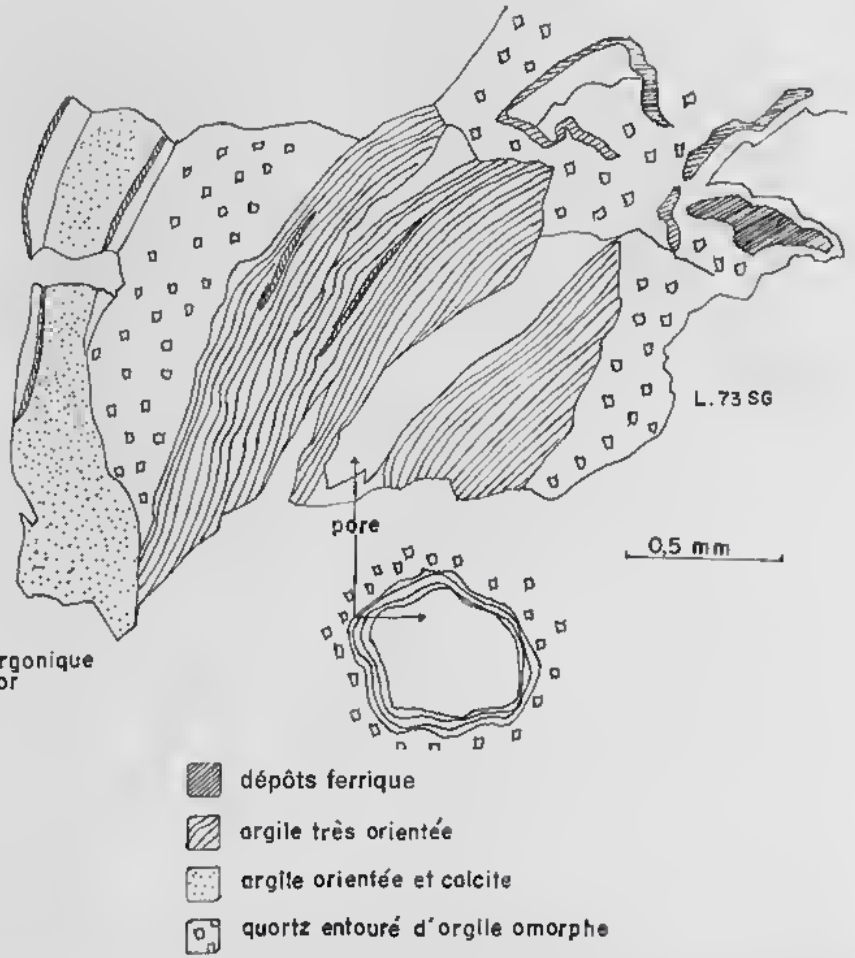


Fig. 46. — Dépôts argilo-calcaires (*voir fig. 47 a et photo 24*)

Source : MNHN, Paris

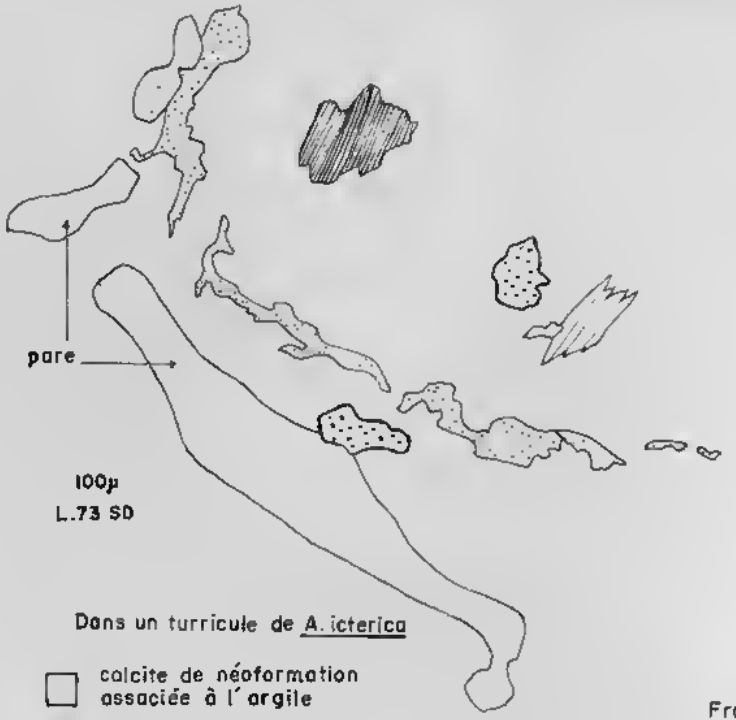


FIG. 49

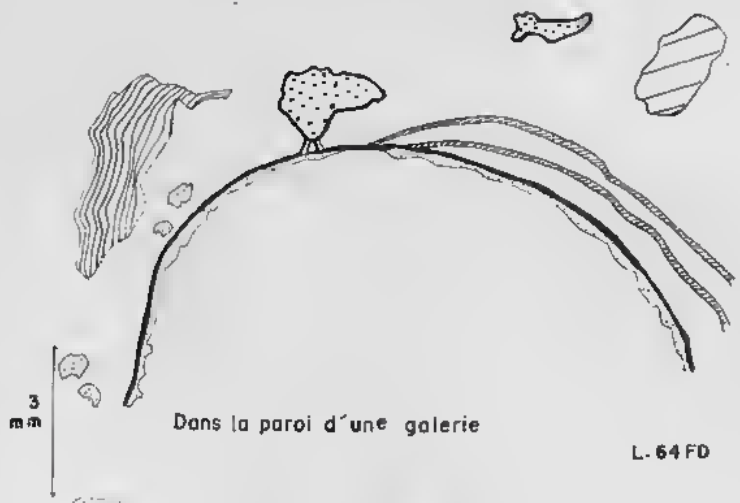


FIG. 48

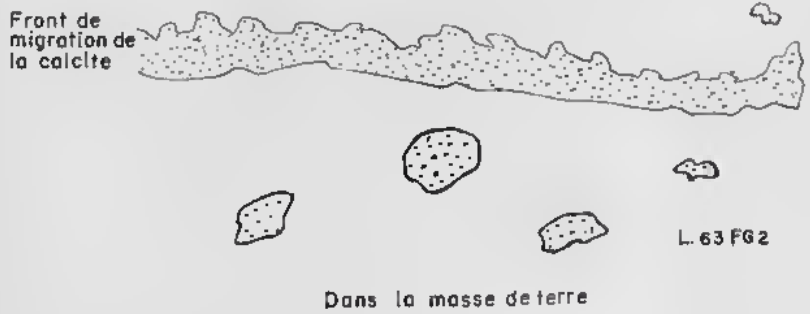


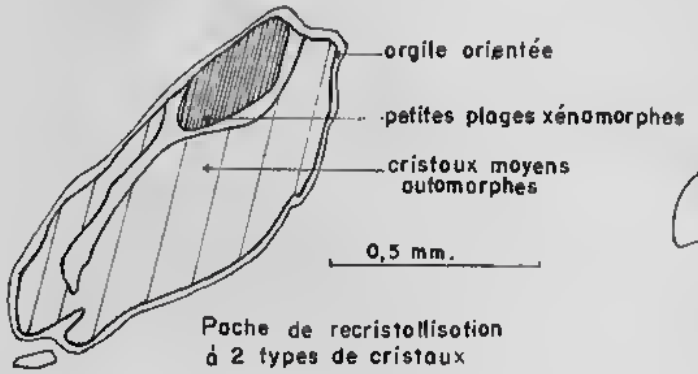
FIG. 47

FIG. 47 à 49. — Migration et recristallisation de la calcite (*voir photos 26 et 27*).

Source : MNHN, Paris

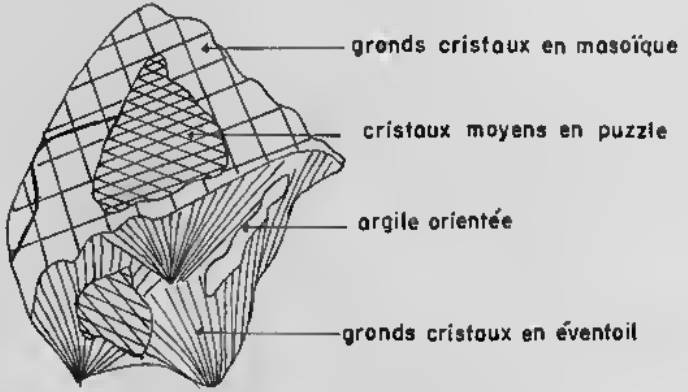
Dépots de colcédoine

L. 73 SD



Poche de recristallisation à 2 types de cristaux

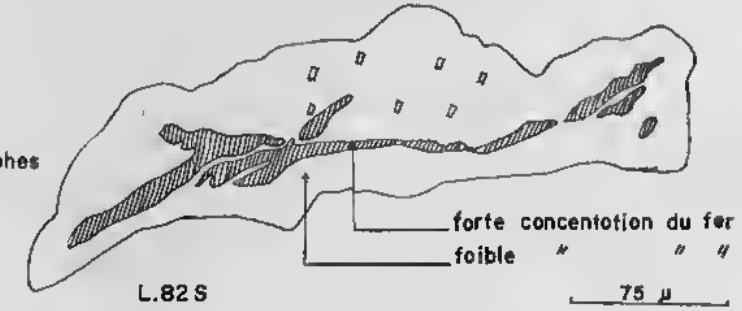
FIG. 52



L. 64 F Poche de recristallisation à 3 types de cristaux

FIG. 53

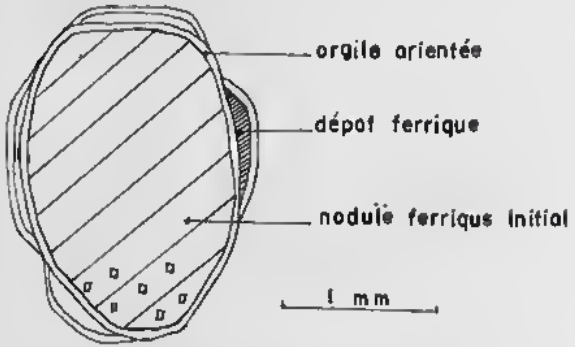
Dépots de fer



Amas ferrique en voie de concrétionnement

Horizon B Sol de limon
+ 10 % luzerne
durée 3 mois

FIG. 51



L. 73 S2

Croissance d'un nodule ferrique

Horizon B Sol de limon
+ 10 % luzerne + 1 % CO_3Ca
durée 18 mois

FIG. 50

FIG. 50 à 53. — Dépôts dans un sol expérimental.

Source : MNHN, Paris

Il existe dans les milieux initiaux des *nodules ferriques* provenant de l'horizon B (fig. 18) qui reprennent leur croissance dans les élevages.

Notons au passage qu'ils sont faiblement magnétiques mais que leur susceptibilité magnétique ne varie pas en cours d'élevage (Le Borgne, communication orale 1958). Ils ont un pourtour très nettement délimité à l'origine qui s'altère rarement. Brun rouille en lumière naturelle, elles ne polarisent pas.

Autour de ces nodules initiaux, s'accumulent en cours d'élevage des dépôts ferriques (fig. 50) de forme définie et plus ou moins jointifs avec le nodule central. De nouvelles *concrétions ferrugineuses* (fig. 51) peuvent également se former dans des zones plus aérées, leurs contours sont irréguliers. Ces phénomènes présentent un autre aspect de la microgleyification.

d) Association des structures et des faits micropédologiques. Les modifications du squelette, du ciment et les cristallisations qui viennent d'être décrites, sont parfois associées aux structures créées par les Lombricides : les galeries, les loges d'habitation et les turricules. Ce sont des structures particulièrement bien aérées qui intensifient certains phénomènes physico-chimiques tels que : la *microgleyification*, l'*humification* et la *recristallisation*. La paroi des galeries peut être ainsi tapissée d'une poudre blanche de calcite visible à l'œil nu sur la périphérie des élevages (phot. 20). Ce dépôt se rencontre surtout lorsque le calcaire est à la base des milieux (essais 43, 44 et 72, 73). La calcite peut se disposer concentriquement à la galerie (fig. 48). Dans les cas les plus complexes, s'intercale entre elle et la zone rouille d'oxydes ferriques, observée aussi au chapitre précédent (phot. 16) un revêtement noir de matières humiques. Les turricules contiennent aussi des formations de calcite associées (fig. 49). Ces formations qui viennent d'être décrites peuvent-elles résister à l'effet destructeur de l'eau et leur stabilité structurale peut-elle être chiffrée ?

D. — PROPRIÉTÉ AGRONOMIQUE DES STRUCTURES : LA STABILITÉ STRUCTURALE

Il s'agit de la propriété que possèdent les agglomérats terreux de résister à l'action de l'eau. Les terres à *structure stable* restent grumeleuses, même après avoir reçu des pluies abondantes. Les terres à *structure instable* forment dans les mêmes conditions une sorte de boue à l'état humide, puis un mortier à l'état sec. C'est là une propriété essentielle, tant pour l'agriculture que, d'une manière générale, pour l'étude des problèmes édaphiques, puisqu'elle commande la perméabilité et l'aération du milieu.

Les différents résultats présentés dans la littérature sont en désaccord en ce qui concerne l'effet des lombrics sur la stabilité structurale des sols. Pour certains auteurs ,les Lombricides augmentent la stabilité structurale (Hopp et Hopkins 1946, Dawson 1947, Slater 1947, Frei 1948, Ponomareva 1950-1953), pour d'autres, ils peuvent la diminuer (Gurianova 1940, Dutt 1948, Swaby 1950, Guiln 1955), et dans ce cas, selon la nature de la matière organique présente dans le sol en place pour les trois premiers, selon les espèces de Lombricides prédominantes pour le dernier auteur.

Dans la présente étude, la méthode d'élevage en milieu expérimental et la méthode de mesure de la stabilité structurale va permettre de dissocier l'action du milieu sur cette propriété, de l'action propre des Lombricides (Jeanson 1960).

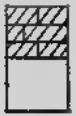
La stabilité structurale des milieux d'élevage ne peut être mesurée aux trois niveaux structuraux définis par suite des limites propres de la méthode utilisée (chap. V, C). Celle-ci permet de caractériser, en effet, la *structure primaire* uniquement, c'est-à-dire la stabilité des agrégats.

La terre non travaillée par des Lombricides située entre les galeries est ainsi comparée à la terre des turricules. Des corrélations sont mises en évidence et, l'origine de la stabilité structurale des divers échantillons est recherchée, au point de vue microbiologique et biochimique.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 35

EVOLUTION DE LA STABILITÉ DES TURRICULES DE *L. terrestris* A LA SURFACE DE MILIEUX ENRICHIS EN LUZERNE ET EN CALCAIRE :
Pourcentage d'agrégats stables après un prétraitement à l'alcool et au benzène

Schémas des milieux	Numéros Essais	Nombre de jours												Moyenne par essais		Moyenne de 2 essais	
		10		24		32		38		46		58					
		A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
1	43	—	4.4	4,4	2	6,4	2	8	2	5	1,2	6	1,8	5.9	2,2	5,9	2.3
	44	—	4.8	—	—	6	2,2	7,8	2,2	5	1	5	2	5.9	2,4		
2	46	—	3.6	3,8	1,6	3.8	2	4.2	1,4	13,6	1.2	4	1.2	5.8	1,8	5,1	1,7
	47	—	3.6	5	1	4,2	1,6	5	1.2	4.4	1,2	4	1,2	4,5	1.6		
3 	49	—	1.2	4.8	1.2	8	1.6	8	1.2	—	—	—	—	6.9	1.3	8,3	1,5
	50	—	2.4	9	1.4	10,4	1.4	—	—	—	—	—	—	9,7	1,7		
4	52	—	1.4	4.4	1,2	5.4	1.4	—	—	3,2	1.2	6	1	4.7	1.2	4,9	1.15
	53	—	1,2	4	1	4.4	1	7.8	1	4	1.4	5.8	1.2	5,2	1,1		

A : Prétraitement à l'alcool.

B : Prétraitement au benzène.

En blanc, horizon B.

En hachures, horizon B + 1 % luzerne.

En quadrillé, horizon B + 1 % calcaire.

Source : MNHN, Paris

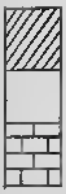
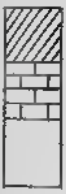
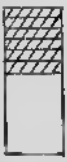
1° Résultats.

Le tableau 35 compare la stabilité des turricules rejetés en surface de chaque élevage (fig. 43) par *L. terrestris* en fonction du temps et du milieu.

Le test alcool (chap. V, C) met en évidence les modifications de la stabilité due à une variation de la *cohésion* des particules de terre. Le test benzène montre les effets de la stabilisation due à la *matière organique*.

TABLEAU 36

COMPARAISON DE LA STABILITÉ STRUCTURALE DE MILIEUX ENRICHIS EN LUZERNE ET EN CALCAIRE ET DES TURRICULES DE *L. terrestris* CONSTRUITS EN SURFACE PENDANT TROIS MOIS
(moyennes de deux essais exprimés en %)

Schémas des milieux	Essais N°°		Stabilité des niveaux A	Stabilité des niveaux B	Stabilité moyenne des milieux A	Stabilité moyenne des milieux B	Stabilité moyenne des turricules (1) A	Stabilité moyenne des turricules (1) B	Variation de la stabilité (2) entre les turricules et : les milieux A	les milieux B	les témoins A	les témoins B
 1	T 42	S	6,4	2,4								
		M	6	0,8	7,4	1,7					— 20,3	+ 35,3
		F	10	2								
	43-44	S	7,2	1,2								
		M	8,4	1,3	7,6	1,2	5,9	2,3	— 22,4	+ 91,5		
		F	7,4	1,1								
 2	T 45	S	6,4	1,8								
		M	9	1	7,6	1,2					— 33	+ 41,6
		F	6,8	1								
	46-47	S	4,2	1,1								
		M	9,5	1,4	6,7	1,1	5,1	1,7	— 23,9	+ 54,7		
		F	6,5	1								
 3	T 48	Sup.	6,8	2								
		Inf.	6,8	1	6,8	1,5					+ 22	0
	49-50	Sup.	8,5	1,6								
		Inf.	7	1	7,75	1,3	8,3	1,5	+ 7,1	+ 15,1		
4	T 51	Sup.	6	2								
		Inf	7,2	—	6,6	2					— 25,8	— 2,5
	52-53	Sup.	7,1	1,4								
		Inf.	11	1,1	9	1,2	4,9	1,15	— 45,5	— 41,6		
						Moyenne			— 21,2	+ 39,4	— 14,3	18,6

A : prétraitement alcool.
B : prétraitement benzène.

S : zone supérieurs (14 - 21 cm).
M : zone moyenne (7 - 14 cm).
F : zone inférieure (0 - 7 cm).

Sup. : moitié supérieurs (10,5 - 21 cm).
Inf. : moitié inférieure (0 - 10,5 cm).
T : témoin sans lombricides.

En blanc : horizon B sol de limon.
En hachures : horizon B + 1 % luzerne.
En quadrillé : horizon B + 1 % calcaire.

(1) D'après tableau 35.
(2) — : diminution de la stabilité.
+ : augmentation de la stabilité.

Source : MNHN, Paris

La stabilité varie, dans les deux cas, selon la date du prélèvement, sans qu'il soit possible d'établir une évolution cohérente. Ceci peut être toutefois expliqué par la nature du niveau auquel les Lombricides prélèvent les matériaux des turricules.

> Les pourcentages élevés d'agrégats stables (N°° 43-44, 46-47) au test benzène lors de la première évaluation, pourraient ainsi être expliqués par la richesse des turricules en matière organique provenant de la décomposition de la luzerne. En début d'expérience, les animaux sont, en effet, placés en surface des élevages et commencent par brasser le tiers supérieur. Les turricules vont aussi s'enrichir en matière organique liée (25 %), favorable à la stabilisation de la structure (chap. VII, D).

Le milieu le plus favorable à l'effet stabilisant de la matière organique dans les structures créées par les Lombricides est celui qui est enrichi dans sa moitié supérieure en luzerne et en calcaire (n°° 43 et 44). Viennent ensuite par ordre décroissant les milieux numérotés 2, 3 et 4. L'ordre est totalement différent pour la stabilisation par cohésion (3, 1, 2, 4). Toutefois, pour les deux modes de stabilisation, le milieu le plus défavorable est celui qui est enrichi en luzerne et en calcaire dans sa moitié inférieure (4).

a) Action directe des Lombricides sur la stabilisation de la structure : les turricules. Pour mettre en évidence l'effet des Lombricides sur la stabilisation de la structure, le tableau 36 compare la stabilité moyenne des turricules de deux élevages identiques à la stabilité moyenne des milieux d'origine. Il montre que :

1° la cohésion des turricules (test A) est inférieure de 20 % (*) en moyenne de celle du milieu d'origine, sauf lorsque le milieu (3) est enrichi simultanément en luzerne et calcaire dans la moitié supérieure. Leurs pourcentages d'agrégats stables prétraités à l'alcool sont en effet moindres que ceux des milieux d'élevage;

2° l'effet stabilisant de la matière organique dans les turricules se manifeste dans les pourcentages d'agrégats prétraités au benzène. Ils sont ici, contrairement aux précédents, supérieurs de 40 % en moyenne (**) de ceux des milieux d'origine sauf lorsque le milieu (4) est enrichi dans sa moitié inférieure en luzerne et calcaire.

Cet effet stabilisant de la matière organique liée des turricules coïncide avec l'augmentation (25 %) mise en évidence au chapitre précédent.

Ces faits expérimentaux nous permettent de comprendre les différents résultats figurant dans la littérature. *La stabilité des turricules varie selon la méthode d'analyse employée et selon la nature de leurs matériaux d'origine.* La terre ayant passé à travers le tube digestif des vers est relativement peu tassée. Elle a donc une faible cohésion, ce que traduit le test alcool. Par contre, elle est enrobée de matière organique ce qui la rend plus stable au benzène.

L'influence des Lombricides sur la stabilité structurale du sol se marque ainsi, sur le terrain, par *deux effets opposés* dont le résultat final dépendra de leur importance relative. S'il y a peu de matière organique dans le milieu, l'effet du travail mécanique dominera, les turricules seront moins stables. Si la terre contient des matières organiques, l'effet de mélange et d'assimilation donnera un résultat positif et les déjections seront plus stables. Les remontées de turricules dans les sols en place sont de plusieurs tonnes/hect/an : elles donnent une idée de l'importance des lombrics dans la *stabilisation de la structure* et par voie de conséquence dans la *pédogenèse*.

b) Action indirecte des Lombricides sur la stabilisation de la structure. A l'intérieur des milieux d'élevage, la *terre située entre les galeries* n'a pas été brassée par les Lombricides, sa stabilité est néanmoins modifiée par rapport à celle des milieux témoins sans animaux (***) (tabl. 37).

(*) Résultat significatif avec une probabilité de 0,9.

(**) Résultat significatif avec une probabilité de 0,99.

(***) Les milieux *témoins sans animaux* sont en réalité des « *faux témoins* » au sens de Stolkowski (1962) ayant évolué dans des conditions d'aération très différentes des élevages. Les éléments de comparaison sont donnés ici à titre indicatif.

Source : MNHN, Paris

Dans les élevages, la stabilité des zones formées de terre d'horizon B est en moyenne de 7,2, elle augmente de 12,5 % par suite du tassement dû au passage des animaux par rapport au témoin (6,4). Il en est de même des zones enrichies en luzerne et en calcaire (9,7, témoin 7). Par contre, les zones enrichies soit en luzerne, soit en calcaire ont une cobésion moindre que celle des témoins correspondants.

Une *hypothèse microbiologique* peut être émise pour expliquer ces différences. L'aération provoquée par les galeries peut favoriser, selon la nature des matériaux, la prolifération de microorganismes, soit stabilisateurs par des mucilages sécrétés, soit des destructeurs de la structure par les dégagements gazeux que ces fermentations produisent. Nous verrons plus loin que cette hypothèse est difficilement vérifiable par les méthodes classiques de microbiologie du sol.

TABLEAU 37

COMPARAISON DE LA STABILITÉ STRUCTURALE DES ÉLEVAGES A CELLE DES TÉMOINS SANS LOMBRICS (exprimée en %)

Zones	Témoins		Elevages (1)		Variation (2) de stabilité (%)	
	A	B	A	B	A	B
Horizon B	6,4	1,2	7,2	1,17	+ 12,5	— 2,5
Horizon B + luzerne	6,4	2,1	5,7	1,15	— 11	— 45,2
Horizon B + calcaire	9,5	1,5	8,4	1,25	— 11,6	— 16,7
Horizon B + luzerne + calcaire	7	1,5	9,7	1,35	+ 38,6	— 10
					+ 7,1	— 18,6

A = Prétraitement alcool. B = Prétraitement benzène.

(1) Moyenne de toutes les zones de même nature (tableau 36).
(2) Variation relative de la stabilité.

Le comportement de tous ces échantillons vis-à-vis du test benzène est plus homogène, ils présentent tous une diminution de leur stabilité de 18,6 % de moyenne par rapport aux témoins. Ceci indique une diminution de leur teneur en substances humiques par suite de leur minéralisation consécutive à l'aération.

Ces résultats montrent que l'action des Lombricides peut être aussi complètement inversée selon que l'analyse considère les turricules rejetés en surface ou la terre du milieu située entre les galeries.

2° Origine de la stabilisation de la structure.

Pour tenter de rechercher les causes des variations de stabilité structurale dues à l'action des Lombricides, deux hypothèses sont émises. Leur vérification est ici ébaucbée, les principales étapes vont en être résumées.

a) HYPOTHÈSE MICROBIOLOGIQUE. Certains microorganismes du sol sécrètent des mucilages qui pourraient favoriser l'association des agrégats terreux. Les variations de stabilité structurale mises en évidence dans les élevages correspondent-elles à des variations de la microflore totale des échantillons ?

Une note antérieure (JEANSON 1962 b) compare la population microbienne des turricules à celle de la terre avoisinante et à celle de la terre témoin (technique des suspensions-dilutions décrite dans POCHON et de BARJAC 1958). Elle montre que la terre des turricules est légèrement plus riche en microorganismes que

Source : MNHN, Paris

celle de la terre voisine. Mais, les différences mises en évidence entrent dans les *marges d'erreur* inhérentes à la méthode d'analyse et ne permettent pas de donner à cette tendance quantitative la valeur d'une conclusion.

Une étude qualitative et quantitative des populations microbiennes et leur évolution en fonction du temps dans les milieux expérimentaux bien déterminés serait à entreprendre en relation avec la stabilité structurale. Ceci pourrait avoir dans le domaine agronomique des applications directes dans la conservation des sols et leur fertilisation. Mais cette question s'éloignant du but fixé pour cette étude n'a pas été approfondie davantage.

b) Hypothèses biochimiques.

1° *Présence de matière humique* : les turricules produits par *L. terrestris* dans un milieu enrichi en luzerne ont une teneur en substances organiques évoluées plus élevée (18 à 35 %) que la terre avoisinante et que la terre d'origine (chap. VII, D). Ceux élaborés par la même espèce dans des milieux enrichis en luzerne et en calcaire présentent vraisemblablement un phénomène identique. Il pourrait donc y avoir simultanément dans les turricules augmentation de la stabilité structurale et augmentation en matières humiques. L'effet stabilisant de ces produits en milieu expérimental et dans les sols en place est par ailleurs bien connu (Monnier 1965). De là, il est possible d'émettre une hypothèse sur l'origine de la stabilisation de la structure due à l'action des Lombricides, elle serait une conséquence de la présence de matières organiques humifiées liée aux matières minérales sous forme d'un complexe argilo-humique, et protégeant ainsi la structure.

La vérification de cette hypothèse n'a pu être faite par suite de l'insuffisance des turricules pour fournir les échantillons nécessaires à la fois à l'analyse de la stabilité structurale (tabl. 35) à la séparation par densité de la matière organique et au dosage du carbone (tabl. 27 et 28).

2° *Présence d'acides humiques.* Des turricules sont extraits qualitativement des acides humiques (chap. V, B 3) Essais 49 et 50). Observés sous leur forme floculée au microscope électronique (1), ils apparaissent (× 18.000) (phot. 21) en chaînettes formées de corpuscules arrondis, sortes de ponts entre les particules d'argile. Cette image pourrait représenter le mode d'association des acides humiques et de l'argile, origine de la stabilisation.

Les photos obtenues sur quelques cas sont insuffisantes pour vérifier cette hypothèse, d'autres expériences seraient à réaliser dans cette optique, elles pourraient orienter dans une nouvelle voie, l'étude expérimentale de l'action des Lombricides sur la stabilité structurale en comparant l'état des acides humiques des milieux artificiels à ceux du sol en place (Beutelspacher 1952, Flaio 1952, 1951, Küster 1952, Gawronski 1962).

E. — COMPARAISON AVEC LE MILIEU NATUREL ET CONCLUSIONS

Cette série de 24 milieux enrichis de luzerne et de calcaire où sont élevés *L. terrestris* ou *A. icterica* pendant trois et dix-huit mois, met en évidence :

1. Le nature des matériaux du milieu agit sur l'activité des lombrics et la localisation en fonction de l'espèce.

Les milieux à deux niveaux contenant de la luzerne et du calcaire dans la même zone intensifient l'activité de *L. terrestris*. Les milieux à trois niveaux où la luzerne est superposée au calcaire favorise l'activité de *A. icterica*.

Ceci peut être rapproché de certaines observations faites dans le milieu naturel. Les sols riches en matière organique (prairie permanente, temporaire ou luzernière) ou riches en calcaire (pH égal ou supérieur à 7) ont de fortes populations de Lombricides (Saussey 1956, Van Rhee 1961). Elles construisent un important réseau de galeries, en particulier dans la partie superficielle du sol riche en débris organiques.

(1) Etude réalisée au service de Virologie C.N.R.A.

Source : MNHN, Paris

2. Les lombrics agissent sur la stabilité de la structure.

Leur action est dissociée de celle des microorganismes. Le mécanisme de stabilisation est analysé en distinguant la stabilisation par cohésion de la stabilisation par protection de la structure par la matière organique humifiée. Les causes des contradictions des travaux antérieurs sur le sol en place sont mises ici en évidence par les faits expérimentaux.

Deux hypothèses sur l'origine de la stabilisation sont émises, quelques faits les vérifiant sont exposés. L'une, microbiologique, n'est pas vérifiable, d'une manière satisfaisante avec les méthodes classiques utilisées, l'autre, biochimique, peut avoir deux aspects : la stabilisation par la présence des matières organiques liées à la matière minérale (complexe argilo-humique) ou d'acides humiques paraissant associés à l'argile.

Dans l'ensemble, les faits exposés dans ce chapitre confirment ceux du chapitre précédent et peuvent se *résumer* de la façon suivante : les Lombricides agissent sur la morphologie du milieu et lui donnent des formes caractéristiques de l'espèce, dans les limites que ces milieux imposent à l'activité des animaux. Autrement dit : *la morphologie d'un sol* peut être considérée comme *la résultante* de l'influence du milieu sur l'activité animale et de l'action de cette activité sur le milieu. Ce balancement incessant dans le milieu naturel et difficile à caractériser en raison des interférences complexes de nombreux autres facteurs, a pu être ici en partie analysé grâce au milieu artificiel.

Source . MNHN, Paris

TABLEAU 38

MORPHOLOGIE SUPERFICIELLE DE MILIEUX ENRICHIS EN PAILLE DE BLÉ APRÈS 4 MOIS 1/2 D'ÉLEVAGE DE *L. terrestris*

Taille des particules (en mm)	Aspect de la surface	Quantité de paille de blé												
		1 %						5 %						0 %
		sans N			avec N			sans N			avec N			sans N
	N° essais	110 T	111	112	113 T	114	115	116 T	117	118	119 T	120	121	134 T
2	Humification	—	++	++	+	++	++	+	++	++	—	+++	+++	—
à	Turricules (cm³)	0	1/2	1/3	0	1/2	1/2	0	1	1/2	0	1	1	1/2
5	Dénivellation (cm) ..	0	1/2	1/2	0	0	0	0	2	1/2	0	4	3	1/2
	Fermentation	++	—	—	++	—	—	++	—	—	+++	—	—	—
	N° essais	122 T	123	124	125 T	126	127	128 T	129	130	131 T	132	133	135 T sans animaux
0,2	Humification	—	++	++	—	++	++	—	+++	+++	—	+++	+++	—
à	Turricules (cm³)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0,5	Dénivellation (cm) ..	0	1	1	0	1	1	0	3	2	0	3	2	0
	Fermentation	+	—	—	+	—	—	++	—	—	+++	—	—	

T = témoin sans lombrics.

Humification — = nulle, paille jaune.
\+ = faible, paille brun clair.
++ = importante, paille brun moyen.
+++ = très importante, paille brun foncé.

Fermentation — = nulle.
\+ = faible.
++ = importante.
+++ = très importante.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IX

MILIEUX AVEC PAILLE DE BLÉ ET AZOTE

L'enfouissement des pailles, après la récolte des céréales, est une pratique agricole courante qui limite l'appauvrissement du sol en éléments fertilisants Elles se décomposent sous l'action d'agents microbiens variés (Simon 1959), dont la prolifération est favorisée par un apport d'azote.

Dans la pratique, une récolte de 2 à 3 tonnes de paille par hectare est courante, enfouie sur 15 cm de profondeur, elle représente 2 à 3 ‰ du poids de la terre, 7 ‰ d'azote sont introduits dans le sol au moment de l'enfouissement, sous forme d'un engrais comme le sulfate d'ammonium, par exemple. Cette dose suffit pour assurer une bonne décomposition.

Les milieux d'élevage de cette série tenteront de reproduire expérimentalement les conditions du milieu naturel et de comparer le rôle des Lombricides dans la formation de la morphologie en présence ou en l'absence d'azote.

A. — CONDITIONS GÉNÉRALES DES ESSAIS

L'espèce mise en élevage est *L. terrestris*. Cette série comprend 26 essais dont douze avec azote, douze sans azote (tabl. 38) et deux témoins. La paille est située dans la moitié supérieure des milieux à raison de 1 ou 5 % sous forme de débris calibrés (0,2 à 0,5 mm et 2 à 5 mm). Elle est mélangée à 7 ‰ de son poids de sulfate d'ammonium. La moitié inférieure des élevages contient de l'horizon B pur. La mise en place des milieux se fait par remplissage à sec (chap. I, C 3) et ils s'humidifient par ascension en 8 jours. Ces élevages durent 4 mois et demi.

B. — PHYSIONOMIE DES ÉLEVAGES

La morphologie périphérique est caractérisée par des réseaux de galeries qui se développent surtout dans la moitié supérieure des élevages enrichis en paille (fig. 56).

Dès la première semaine, cependant, les Lombricides s'enfoncent dans les premiers centimètres de la moitié intérieure. Mais, ils n'atteindront pas le fond en fin d'élevage, la paille comme la luzerne attire les vers et favorise leur activité

Il ne se produit pas dans cette série d'élevages des zones de gleyification comme c'était le cas dans les essais des chapitres précédents. En effet, la paille, à l'état de grosses particules, est moins favorable à l'installation de l'anaérobiose que la luzerne, très fermentescible et en fines particules.

La morphologie superficielle des essais se modifie en fonction du temps : la paille change de couleur en se décomposant et se couvre parfois de moisissures. Elle peut disparaître, entraînée en profondeur par les Lombricides dans des dénivellations de quelques centimètres qu'ils réalisent par le brassage (phot. 22). Les divers aspects pris par les surfaces au bout de trois mois sont résumés au tableau 38. La couleur brun-noir des brins de paille des élevages contraste avec la couleur jaune de celle des témoins sans animaux (phot. 23). Ce brunissement est un indice d'humidification qui est favorisée par la présence des vers.

Ils agissent sur la transformation de cette matière organique indirectement en modifiant l'aération du milieu et en favorisant ainsi le développement d'agents microbiens. Car la plupart des particules de paille sont souvent de trop grande taille pour être absorbées par les Lombricides et transformées dans leur organisme.

Ces observations vont dans le même sens que celles faites dans le milieu naturel (Erofeev 1964).

Source . MNHN, Paris

Longueur des galeries périphériques construites par *L. terrestris* en quatre mois et demi dans des milieux enrichis en paille de blé et en azote dans leur moitié supérieure (*moyenne de deux essais*).

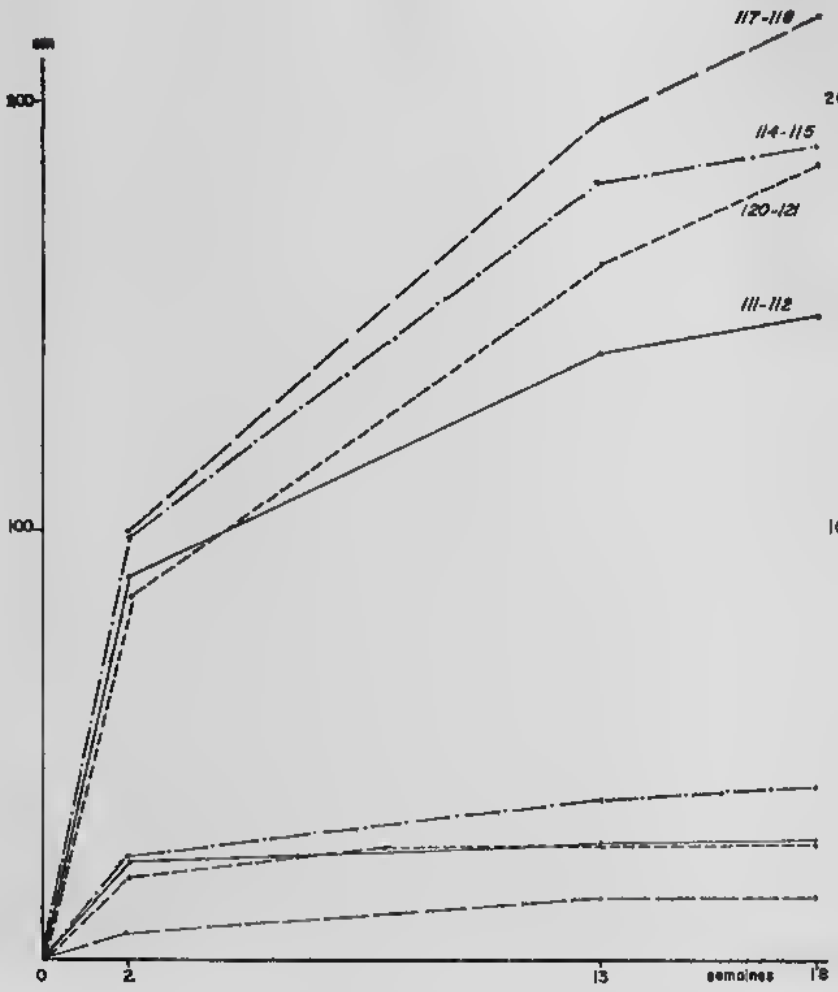


Fig. 54. — Particules de 2 à 5 mm.

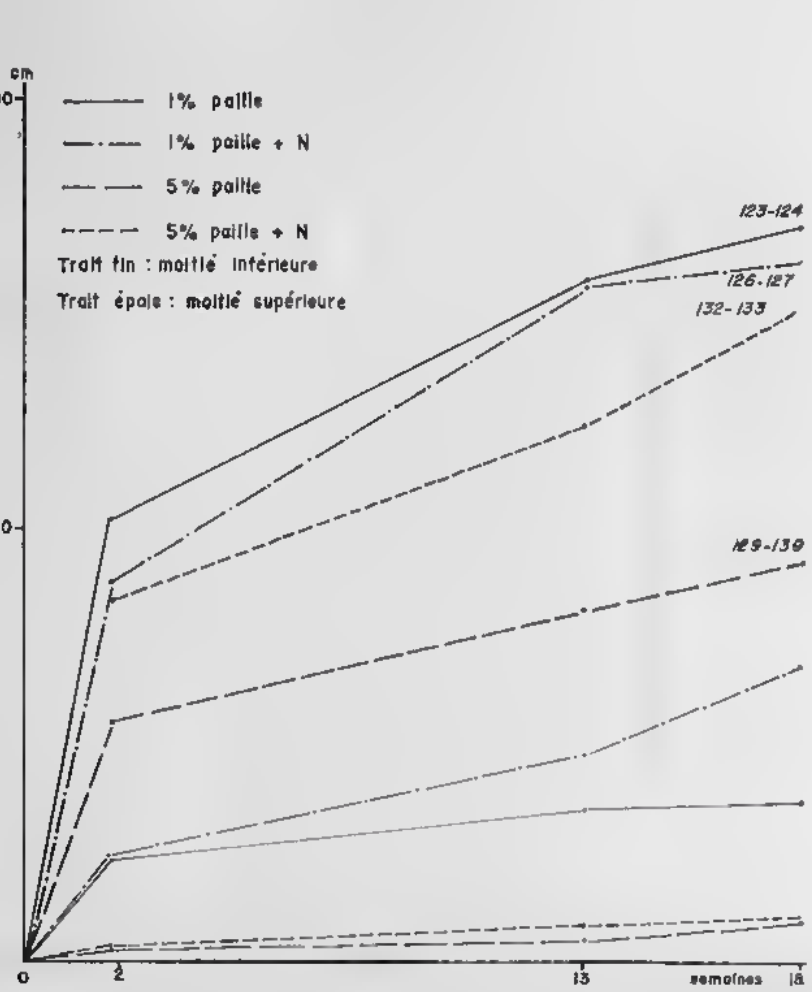


Fig. 55. — Particules de 0,2 à 0,5 mm.

Source : MNHN, Paris

C. — RÉSULTATS DE L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

La morphologie périphérique sera évaluée quantitativement et la morphologie interne décrite qualitativement. La morphologie superficielle rendue hétérogène par les dénivellations consécutives à l'activité de *L. terrestris*, ne peut être caractérisée, comme dans certains chapitres antérieurs par l'apparition des turricules en fonction du temps. Ceux-ci ne sont surtout rejetés en surface comme dans les élevages enrichis en luxerne mais aussi dans certaines des plus grandes galeries de la moitié supérieure. La présence de particules de paille semble modifier en partie le comportement de *L. terrestris* observé dans les chapitres précédents.

1. Evolution de la morphologie en cours d'élevage.

Le développement des galeries périphériques construites par *L. terrestris* en 4 mois et demi en fonction de la quantité de paille, de la taille de ses particules et de la présence d'azote est représenté par le tableau 39 et par les figures 54 et 55 qui mettent en évidence :

a) L'influence du milieu sur l'activité animale. — Les milieux contenant les plus grosses particules de paille (2-5 mm) favorisent l'activité animale dans la proportion de 15 % par rapport aux milieux formés de petites particules (0,2-0,5 mm).

L'activité augmente avec le pourcentage lorsque la paille introduite dans les milieux est à l'état de grosses particules. L'inverse se produit avec les particules fines. Cette diminution de l'activité est vraisemblablement due aux conditions d'anaérobiose qui s'y installent plus aisément.

La présence *d'azote augmente l'activité* de *L. terrestris* dans les proportions de 1,07 à 1,2, quelle que soit la taille des particules de paille, sauf dans le cas de 5 % de 1 paille de 2 à 5 mm. Cette exception n'est pas explicable par les conditions de milieu. Elle est peut-être due à une déficience physiologique des animaux.

b) L'influence de l'activité animale sur la morphologie du milieu. — La majorité des galeries périphériques est localisée dans les moitiés supérieures des élevages, enrichies en paille.

Elles présentent en moyenne 6 fois plus de galeries que les moitiés inférieures lorsqu'elles contiennent des grosses particules en paille, 4 fois plus seulement dans le cas de fines particules. Cette différence est visible aux figures 54 et 55 où les courbes sont, soit groupées, soit étalées.

— Les modifications morphologiques dues à l'activité de *L. terrestris* en présence de paille sont inférieures à celles qu'il provoque dans un milieu formé d'horizon B pur, essai 134, (tabl. 39) et avec les milieux enrichis en luzerne et en calcaire (chap. VII C 1 et VIII C 1).

Dans un milieu sans paille, l'activité de *L. terrestris* est supérieure de 1,4 à 2,3 à celle qu'il a dans un milieu enrichi en paille. Ceci coïncide avec les résultats du chapitre VI C 1 (tabl. 19), où les fortes densités des galeries sont interprétées comme une conséquence de la quête de nourriture.

c) Image de l'évolution de la morphologie périphérique. Pour chaque milieu, les galeries sont relevées au crayon marqueur sur des feuilles de plastique transparent enroulées autour des récipients d'élevage (fig. 56).

Sur une première feuille, les galeries apparues en deux semaines sont dessinées en rouge, entre deux et treize semaines en bleu. Sur une seconde feuille, sont relevées toutes les galeries présentes à 18 semaines. La superposition de ces deux plans *matérialise l'évolution* des réseaux de galeries périphériques.

Ces relevés complètent les résultats chiffrés et les graphiques en précisant les zones de développement préférentiel et accidentel. Ils donnent aussi une idée du tassement par la disparition de certaines galeries ou leur translation vers la base (0,5 à 2 cm).

Ils montrent que les modifications morphologiques des milieux sont localisées dans les moitiés supérieures enrichies en paille. Les galeries descendent peu dans les moitiés inférieures et de préférence le long d'un joint du récipient (deux demi-cylindres) qui favorise l'aération.

Source : MNHN, Paris

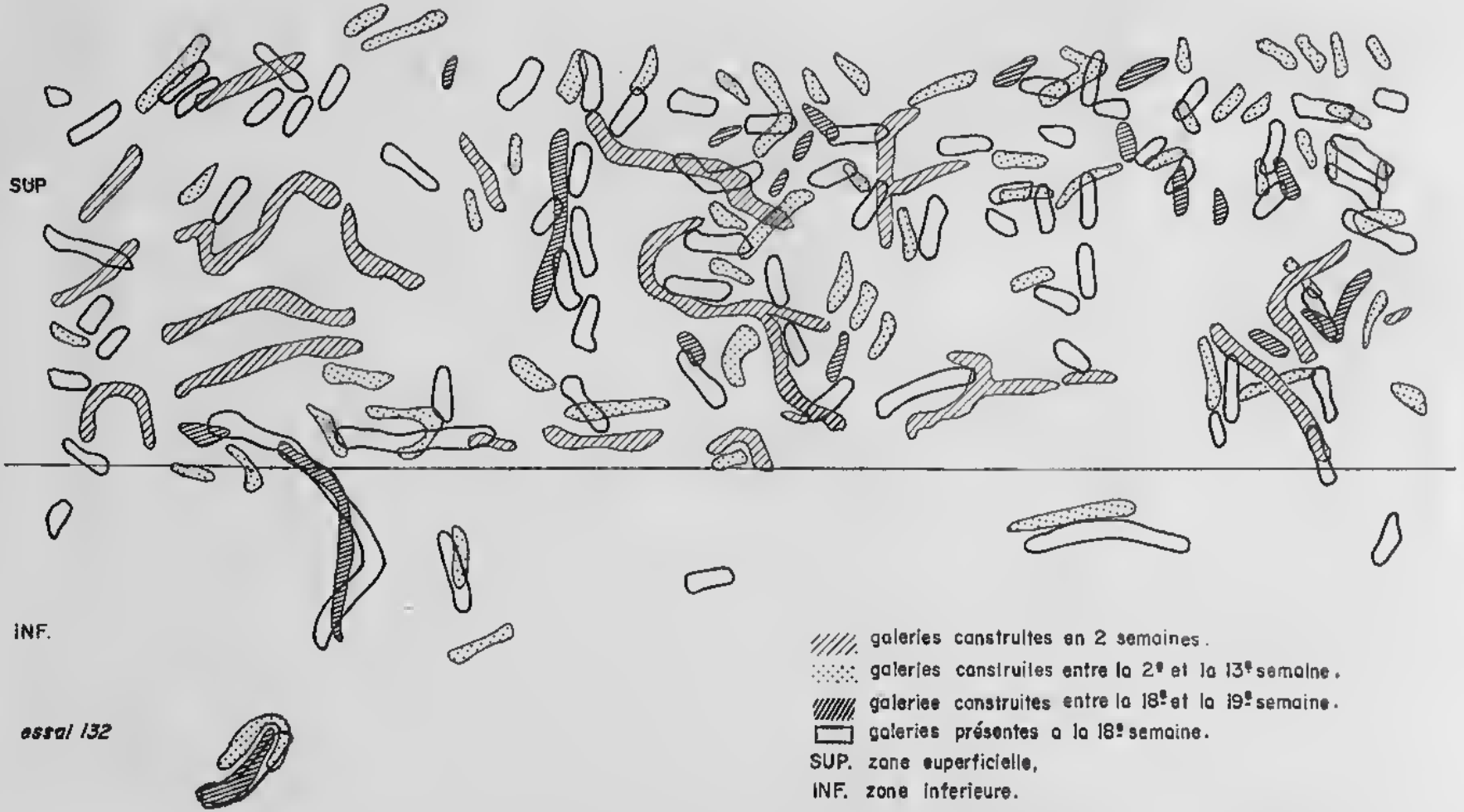


FIG. 56. — Galeries périphériques construites par *L. terrestris* en quatre mois et demi dans un milieu contenant 5 % de paille de blé et 7 ‰ d'azote dans sa moitié supérieure. (*comparer avec la fig. 14 et 55*).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 39

LONGUEUR DES GALERIES PÉRIPHÉRIQUES CONSTRUITES PAR *L. terrestris* EN 4 MOIS 1/2 en fonction de la profondeur et de la taille des particules de paille introduites dans la moitié supérieure des élevages.

Tailles des particules (mm)	Paille % de terre sèche	N % de paille	N° essais	Niveau	Longueur des galeries périphériques exprimée en cm en fonction de la profondeur						
					Semaines			Total par niveau	Moyennes		
					2	13	18			selon % de paille	selon taille des particules
2 à 5	1	0	111	Sup.	89	47	12	148	182,5	205	211
				Inf.	36	0	0	36			
			112	Sup.	90	56	15	161			
				Inf.	10	8	2	20			
		7	114	Sup.	122	73	9	204	229		
				Inf.	48	10	2	60			
			115	Sup.	74	92	8	174			
				Inf.	0	16	4	20			
	5	0	117	Sup.	87	101	25	213	232,5	218	
				Inf.	5	10	0	15			
			118	Sup.	112	91	21	224			
				Inf.	7	6	0	13			
		7	120	Sup.	98	62	23	183	203,5		
				Inf.	19	13	1	33			
			121	Sup.	82	80	29	191			
				Inf.	0	0	0	0			
0,2 à 0,5	1	0	123	Sup.	60	67	14	141	203,5	211	181
				Inf.	0	4	1	5			
			124	Sup.	145	43	10	193			
				Inf.	48	19	1	68			
		7	126	Sup.	97	43	5	145	219,5		
				Inf.	43	20	10	73			
			127	Sup.	79	93	6	178			
				Inf.	6	27	10	43			
	5	0	129	Sup.	56	77	11	144	146	152	
				Inf.	5	4	4	13			
			130	Sup.	45	75	10	130			
				Inf.	0	0	5	5			
		7	132	Sup.	80	40	30	150	157,5		
				Inf.	2	4	5	11			
			133	Sup.	87	42	15	144			
				Inf.	5	5	0	10			
0	0	0	134	Sup.	120	93	1	214	330 (témoin)		
				Inf.	40	75	1	116			

Sup. = moitié supérieure (10,5 - 21 cm). Inf. = moitié inférieure (0 - 10,5 cm).

Source : MNHN, Paris

L'exemple choisi (essai 132) peut être comparé au témoin (134), élevage réalisé dans de l'horizon B pur (fig. 14, chap. VI b) qui présente une forte densité de galeries périphériques dispersées sur toute la hauteur de l'élevage.

2. Etat micromorphologique en fin d'élevage.

L'étude qualitative est faite sur dix plaques minces et sur 23 échantillons plastifiés, 14 d'entre eux sont fluorescents. L'observation met en évidence des structures et des faits micropédologiques souvent voisins de ceux décrits aux chapitres précédents.

Les analogies seront simplement signalées et seuls les faits nouveaux seront décrits en particulier l'aspect des fragments de paille et leurs relations avec les agrégats terreux.

a) Les structures. Tous les milieux initiaux présentent une *structure tertiaire* formée par la stratification des trois sortes de structures secondaires (lacunaire, poreuse, compacte), formées elles-mêmes d'agrégats anguleux à structure primaire (fig. 18). Elles sont dues au mode de préparation (chap. I, C 3).

— Dans le milieu final les moitiés inférieures ne contenant pas de paille ont une structure tertiaire bien individualisée faite de strates de 2 cm environ. Les moitiés supérieures enrichies en paille ont des structures secondaires de *type poreux* entre les galeries et *compacte* autour des galeries.

— Les particules de paille sont généralement en *dehors des agrégats*. Leur contact est mauvais avec la terre dans le cas des particules de 2 à 5 mm dans les structures lacunaires. Il s'améliore dans le cas des structures poreuses contenant des fragments de 0,2 à 0,5 mm. Il devient très intime dans les structures compactes, où les fines particules peuvent être englobées dans les agrégats.

Comme en présence de luzerne et de calcaire (chap. VII et VIII) les lombrics agissent sur les premiers niveaux structuraux et portent le milieu d'élevage à un niveau structural d'ordre supérieur par la construction de leurs galeries.

— *Structure primaire :* comme précédemment, les Lombricides construisent localement leur propre structure primaire : les agrégats grumeleux des turricules.

— *Structure secondaire :* construction d'amas de turricules en surface et dans les premiers centimètres sous la surface. Destruction locale autour des galeries des structures lacunaires et poreuses remplacées par la structure très compacte dans paroi.

— *Structure tertiaire :* elle est conservée. Les Lombricides ne modifient pas la stratification. Ils y favorisent seulement une compaction d'ensemble.

— *Structure quaternaire :* les vers la créent entièrement par la construction de leurs réseaux de galeries qui viennent fragmenter la structure tertiaire.

En résumé, les Lombricides construisent et détruisent simultanément aux deux niveaux structuraux inférieurs. Ils n'agissent pas au troisième niveau et édifient une structure d'ordre 4. Comme aux chapitres précédents (1) ils produisent leurs propres structures et augmentent d'un degré le niveau structural du milieu.

b) Les faits micropédologiques. Dans l'ensemble, ils sont les mêmes que ceux des chapitres VII et VIII, C 2, *exception* faite pour :

— les *concrétions*. Les nodules ferriques de la terre initiale ne reprennent jamais leur croissance dans le milieu expérimental. Le fer n'est pas mobile car la paille est moins fermentescible que la luzerne;

— les *cristallisations* sont rares. La calcédoine semble recristalliser en puzzle localisé au voisinage des galeries. L'étude de l'origine de cette formation est en cours (fig. 53);

le ciment. L'argile n'est pas colorée par des hydroxydes de fer, pour les raisons invoquées au sujet des concrétions;

— le *squelette*. Les particules de paille en sont un constituant important. Leur humification dépend de leur taille et de la présence d'azote, leur étude micromorphologique est en cours.

---

(1) Les milieux enrichis en luzerne et en calcaire ont des structures initiales du type 2, les réseaux les font passer au type 3. Ici, elles passent de 3 à 4.

Source : MNHN, Paris

c) Association des structures et des faits micropédologiques. Elle est moins importante que dans les milieux enrichis en luzerne et calcaire par suite de la plus faible migration des matériaux. Le seul fait général dans toutes les zones enrichies en paille est le tapissage de la paroi des galeries par les particules intimement associées au *manchon* mécanique de tassement. Les fragments de paille renforcent et accentuent la compaction sur un demi à 1 mm autour de la galerie et contrairement aux essais avec luzerne, le passage aux structures initiales subsistant entre les galeries se fait sans transition.

D. — COMPARAISON AVEC LE MILIEU NATUREL ET CONCLUSIONS

Dans leur ensemble, les phénomènes mis en évidence dans les milieux expérimentaux enrichis en paille de blé sont très voisins dans leurs grandes lignes de ceux qui se développent dans les milieux enrichis en luzerne, mais différents dans leurs détails, à un double point de vue.

1. Le milieu conditionne l'activité des Lombricides :

La paille comme la luzerne joue vis-à-vis des animaux le rôle de substance attractive et détermine ainsi la *localisation de leur activité.* Elle l'intensifie davantage lorsqu'elle est sous forme de particules de 2 à 5 mm que sous forme de particules de 0,2 à 0,5 mm.

2. L'activité des Lombricides transforme le milieu initial :

Il acquiert ainsi une morphologie périphérique particulière en fonction de sa teneur en paille, de la taille des particules et de la présence ou de l'absence d'azote. L'évolution des réseaux de galeries périphériques est quantitativement supérieure (1,6) dans le temps de celle suivie par les réseaux des milieux enrichis en luzerne.

Les Lombricides élèvent le niveau structural d'un degré comme dans les milieux enrichis en luzerne. Mais les structures caractéristiques (galeries et turricules) ne sont pas associées aux faits micropédologiques comme dans les deux chapitres précédents, par suite de la plus faible mobilité des matériaux en présence de paille.

Ces résultats expérimentaux sont originaux et ne peuvent être ni transposés, ni comparés à aucune observation ni mesure faite dans le milieu naturel. Car l'action des Lombricides sur la morphologie du sol après enfouissement de paille n'a pas encore été étudiée.

Source : MNHN, Paris

VARIATIONS DES CONDITIONS PHYSICO-CHIMIQUES (1)

CHAPITRE X

MILIEUX A DIVERS pH

Dans le milieu naturel, le pH du sol ou de sa litière varie de 4 à 8. Certains travaux d'écologie (Satchell 1955) concernant la distribution des espèces en fonction de ce facteur aboutissent à une classification des Lombricides selon le pH de leur sol d'origine.

A. — CONDITIONS GÉNÉRALES DES ESSAIS

L'étude des variations de l'activité des Lombricides sous l'influence de divers pH et les modifications du milieu qui en résultent, est faite sur une série de 12 « modèles ».

1. **Les pH** des milieux d'élevage varient de 4,2 à 8. Chaque essai est reproduit deux fois. La terre d'origine à un pH de 7. Elle est soit acidifiée, soit alcalinisée selon les techniques décrites précédemment (chap. I, C 3). En fin d'élevage, le pH des milieux a baissé de 2 à 3/10. Le pH des élevages est, soit le même sur toute leur hauteur, soit différent dans chaque moitié. Ceci tente de reproduire divers cas du milieu naturel, surtout en ce qui concerne les essais à pH homogène.

Les élevages ayant deux pH sur une hauteur de 20 cm, aussi différents l'un de l'autre que 4,8 et 8, représentent des conditions avant tout expérimentales. Ces mettre en évidence l'activité des Lombricides dans des conditions extrêmes l'un des facteurs du milieu.

2. **La matière organique** dans cette série d'élevage ne pourrait se rencontrer que très exceptionnellement dans le milieu naturel. Elle a été choisie pour son faible volume, la possibilité de localiser et de réduire son contact avec le sol et de limiter ainsi une éventuelle action sur des microorganismes, susceptibles de modifier le pH du milieu.

> Il s'agit de 10 g de graisse hachée et crue de cheval placée au-dessus des colonnes de terre contre la parol du tube. Elle occupe ainsi 9 cm² environ, soit un peu plus de 1/10 de la surface. Darwin (1881) décrit quelques élevages avec de la graisse animale.

Deux *Allolobophora icterica* forme typica élevés dans chaque colonne ne semblent pas avoir touché à la graisse elle-même. La terre en contact avec la nourriture, creusée de très nombreuses galeries, s'est effondrée de 8 cm, ce qui laisse supposer que les animaux se sont nourris de produits de décomposition de la graisse s'infiltrant dans la terre sous-jacente. Un ver a cependant été observé, une fois, mangeant directement à la masse graisseuse.

Ceci confirme le caractère d'omnivores avec une forte tendance à la phytophagie donné aux vers de terre dans la littérature.

3. **Les animaux** proviennent de l'horizon A d'un sol de limon sous pelouse de pH 7 à 7,2. La durée des essais est de un mois et demi.

Pour Saussey (1956), cette espèce est calcifuge, il la trouve dans le Cotentin, dans des sols à pH de 4,9 à 6. En Angleterre, Satchell (1955) signale divers *Allolobophora* dans des sols à pH de 4,5 à 7 et classe *A. caliginosa, A. nocturna, A. chlortica...*, dans une catégorie qualifiée de « Lombricides intolérants aux acides ». Nous allons voir que *A. icterica* montre une activité notable et une action sur la morphologie pour toute une gamme de pH et qu'il pourrait être considéré dans cette classification comme un « Lombricide ubiquiste » au même titre que *L. terrestris, L. rufellus*.

Dans les résultats de cette série d'élevages, il n'a pas été tenu compte de la morphologie superficielle, car *A. icterica* ne remonte, comme dans les séries précédentes, pratiquement pas de turricules en surface.

---

(1) Variations des conditions biochimiques, voir chap. VI à IX.

Source : MNHN, Paris

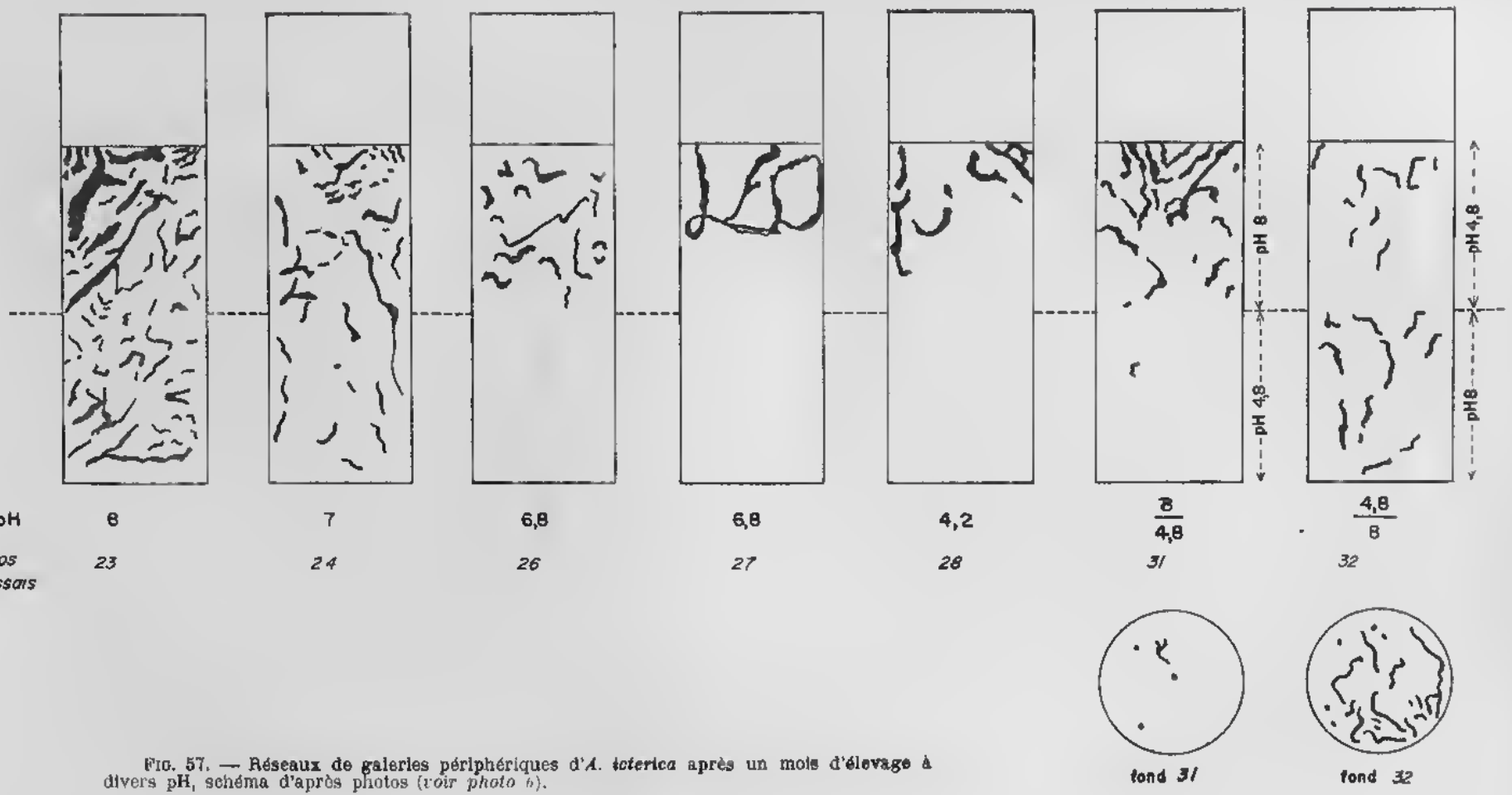


FIG. 57. — Réseaux de galeries périphériques d'*A. icterica* après un mois d'élevage à divers pH, schéma d'après photos (*voir photo 6*).

Source : MNHN, Paris

B. — PHYSIONOMIE DES ÉLEVAGES

Peu après la mise en place des élevages, les deux *A. icterica* déposés à la surface de chaque milieu commencent par creuser leurs galeries dans la zone supérieure. Progressivement, le réseau s'étend vers la base de la colonne de terre, surtout pour les pH neutres ou alcalins. Au bout d'une semaine, s'ébauchent pour chaque pH une disposition du réseau qui va s'accentuer avec le temps.

Après un mois, chaque enceinte d'élevage a un aspect caractéristique de son pH. Les schémas de la figure 57, établis d'après photographies (phot. 6), représentent le développement de la morphologie périphérique sur un secteur de 180° pour chaque élevage. L'autre secteur montrerait des images sensiblement identiques. L'observation montre que la densité du réseau de galeries est nettement plus importante pour les pH alcalins ou neutres que pour les pH acides.

Dans les élevages à pH homogène sur toute leur hauteur (n°° 22 à 25), les galeries s'étendent de la surface à la base pour les pH 8 et 7. Elles se localisent dans la moitié supérieure pour les pH 6.8 et 4,2. Les Lombricides semblent s'adapter aux pH acides en réduisant leur déplacement, les galeries de ces élevages ont des contours très nets comme si les animaux y étaient passé plusieurs fois. Inversement, les galeries des élevages à pH alcalins ont souvent des limites imprécises; les vers y passent plus rarement et les parois ont tendance à se rapprocher sous l'influence du tassement. Les tracés des réseaux de deux élevages identiques sont différents dans leurs détails mais, ils présentent des analogies par la profondeur de leur localisation et la densité de leurs galeries. A titre d'exemple, la figure 57 donne la morphologie périphérique de deux élevages à pH 6,8.

Lorsque le milieu d'élevage comporte deux zones à pH différents (n°° 31 et 32) une préférence des animaux pour le pH le plus alcalin se manifeste. Mais l'intensité des modifications morphologiques des zones alcalines dépend de leur profondeur.

En effet, la moitié supérieure de l'élevage 32 à pH 4,8 est parcourue par des galeries alors que la moitié inférieure de l'élevage 31 à même pH ne l'est pas. Le réseau de galeries développé dans cette zone à pH défavorable à l'activité des lombrics, peut être expliqué par la remontée des vers en surface pour atteindre leur nourriture et s'oxygéner. La densité des traces de galeries visibles sur les fonds des élevages 31 et 32 montre d'ailleurs une répartition analogue à celle des galeries périphériques.

C. — RÉSULTATS DE L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

Examinons les variations quantitatives de la morphologie, périphérique et interne, dans l'espace et dans le temps, en fonction des divers pH.

1. Morphologie périphérique.

Elle est évaluée en fin d'élevage par la longueur du réseau de galeries visibles à travers le dispositif d'élevage. Cette étude va permettre de chiffrer l'activité des vers à différents pH et préciser les possibilités *d'adaptation* de l'espèce élevée. Les élevages souligneront également les étroites relations entre le milieu conditionnant le comportement des lombrics et leur activité agissant sur la morphologie, modèle simplifié du balancement incessant et complexe entre l'influence du milieu sur l'animal et l'action de l'animal sur le milieu.

Les longueurs de galeries périphériques construites en un mois par *A. icterica* dans des sols expérimentaux à pH variés montre (tabl. 40, fig. 58 et 60) que *l'importance du réseau de galeries dépend du pH et de la profondeur.*

a) Dans les élevages a pH homogènes (fig. 60, n°° 22 à 29).

1° La longueur totale des galeries périphériques est 2,4 fois supérieure à pH 8 qu'à pH 4,2 en passant de 278 cm à 678 cm;

2° la longueur des galeries périphériques des zones supérieures est plus importante que celle des zones moyennes et des zones inférieures. Les différences en fonction de la profondeur s'accentuent aussi, lorsque le pH baisse.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 40

LONGUEUR DES GALERIES PÉRIPHÉRIQUES RÉALISÉE EN 1 MOIS PAR *A. icterica* EN FONCTION DU pH DU MILIEU D'ÉLEVAGE
(exprimée en cm)

		pH homogène								pH hétérogène			
	N° des essais	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
	pH	8	8	7	7	6,8	6,8	4,2	4,2	8/4,8	8/4,8	4,8/8	4,8/8
Zones	S	264	316	217	126	118	258	168	140	320	270	60	102
	M	198	297	168	103	66	115	168	80	40	20	25	32
	F	73	209	118	99	0	0	0	0	6	7	5	5
Moyenne de 2 essais	S	290		171,5		188		154		295		81	
	M	247,5		135,5		90,5		124		30		28,5	
	F	141		108,5		0		0		6,5		5	
Total		678		415,5		278,5		278		331,5		114,5	

S = Zone supérieure (14 - 21 cm).
M = Zone moyenne (7 - 14 cm).
F = Zone inférieure (0 - 7 cm).

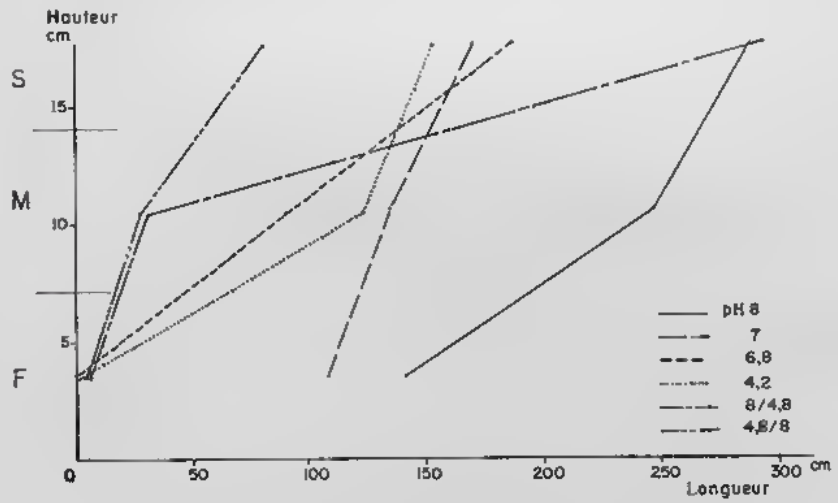


FIG. 58. — Longueur des galeries périphériques d'*A. icterica* après 1 mois d'élevage à divers pH.

b) ELEVAGES A PH HÉTÉROGÈNES (n°° 30 à 33, fig. 61). La différence des modifications morphologiques entre les zones supérieure et inférieure sont accentuées par suite des variations de pH dans le même essai.

Elles sont 45 fois plus importantes dans la première que dans la seconde lorsque la moitié supérieure de l'élevage est à pH 8 et la moitié inférieure à pH 4,8. Lorsque les pH sont inversés, l'activité de *A. icterica* dans la zone supérieure est seulement près de 16 fois plus importante que celle de la zone inférieure (5 et 81 cm).

En répartissant l'activité de la zone moyenne dans les deux autres (tabl. 41) il est possible de mieux comparer l'influence de l'inversion du pH car les zones mesurées coïncidant ainsi avec les pH.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 41

INFLUENCE DE L'ALTERNANCE DU pH SUR LA LONGUEUR DES GALERIES PÉRIPHÉRIQUES CONSTRUITES PAR *A. icterica* EN UN MOIS (*) (exprimée en cm)

Essais n°°	30 - 31	32 - 33
pH	8 / 4,8	4,8 / 8
Moitié supérieure (10,5 - 21 cm)	310	94,5
Moitié inférieure (0 - 10,5 cm)	21,5	19,5
Total	331,5	114,5

(*) Calculée d'après tableau 40.

TABLEAU 42

NOMBRE DE GALERIES INTERNES CONSTRUITES EN 1 MOIS PAR *A. icterica* EN FONCTION DU pH (comptées sur sections transversales)

Essais N°°	22	23	24	25	26	27	28	29
pH homogène	8	8	7	7	6,8	6,8	4,2	4,2
Total par essais (1)	—	39	29	6	18	27	28	25
Moyenne des deux essais de même pH — S		18		14,5		22,5		18
M		21		3		0		8,5
F		0		0		0		0
Total		39		17,5		22,5		26,5

Essais N°°	30	31	32	33
pH hétérogène sup. / inf.	8 / 4,8	8 / 4,8	4,8 / 8	4,8 / 8

Secteurs (2)	E	I	C	T	E	I	C	T	E	I	C	T	E	I	C	T
Sections transversales au milieu ds zones. F	42	26	10	78	39	26	12	77	24	21	4	49	27	18	4	49
S	33	10	5	48	30	14	8	52	21	10	4	35	25	15	4	44
M	18	9	2	29	18	10	3	31	20	20	8	48	48	24	10	82
Total par secteur	93	45	17		87	50	33		65	51	16		100	57	18	
Total par essai	155				160				132				175			

Moyenne des deux essais de même pH — S	77,5				49			
M	50				39,5			
F	30				65			
Total	157,5				153,5			

Secteurs : E = secteur externe (voir p. 27 et fig. 15).
I = secteur intermédiaire.
C = secteur central.

Sections : S = zone supérieure.
M = zone moyenne.
F = zone inférieure.
T = total par zone.

(1) Détails par zone tableau 10, chiffres en italiques.
(2) Délimitation fig. 15.

Source : MNHN, Paris

Dans ce mode de représentation, le pH 8 provoque une activité 16 fois plus importante lorsqu'il est en surface : la longueur des galeries périphériques passe, en effet, de 310 cm à 19,5 cm. Avec le pH 4,8, le contraste est moins marqué, en surface, l'activité qu'il suscite est seulement 4,5 fois plus importante que lorsqu'il est en profondeur.

2. Morphologie interne.

Le tableau 42 et la figure 59 montrent que les phénomènes internes présentent des *analogies* avec les phénomènes périphériques. En effet, l'activité varie aussi avec le pH et la profondeur.

a) Elevages a pH homogène (n°° 22 à 29).

1° Le nombre total de galeries sur les trois sections transversales (détails tabl. 10, chap. III, B), est 1,5 fois plus important à pH 8 qu'à pH 4,2. Il passe de 39 à 26,5, cette variation est donc moins marquée que pour la morphologie périphérique;

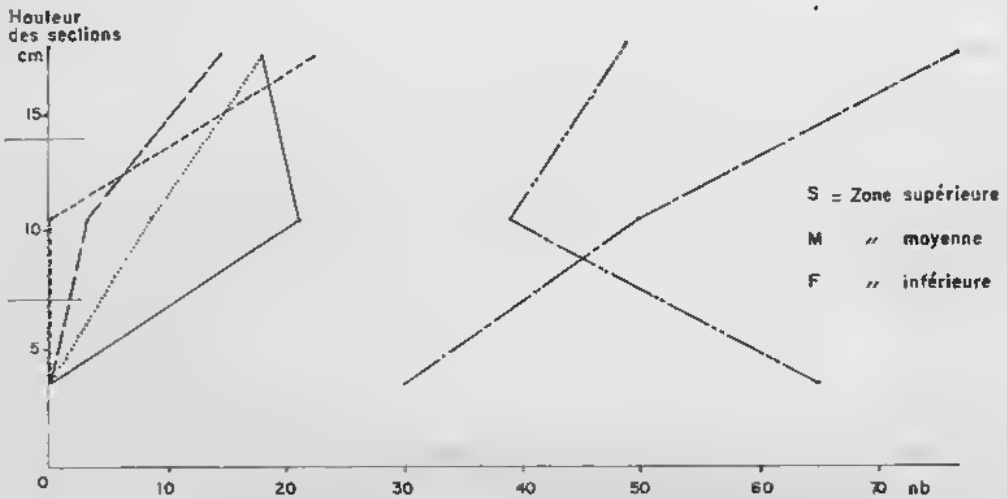


Fig. 59. — Nombre de galeries d'*A. isterica* sur des sections transversales d'élevages à divers pH. *Essais 22 à 33.*

2° le nombre de galeries sur la section supérieure est toujours plus important que celui des sections inférieures et presque toujours à celui des sections moyennes. Une seule exception pour pH 8, en effet le nombre de galeries sur la section moyenne domine de quelques unités celui de la section supérieure. Mais, en raison des difficultés de comptage pour cet essai (23) très morcelé la précision des mesures est insuffisante pour pouvoir conclure sur cette exception;

3° l'activité interne des zones de fond est nulle à tous les pH tandis que pour la morphologie périphérique, elle était nulle! seulement pour les pH inférieurs (6,8 et 4,2). Ceci confirme les observations faites dans l'ensemble des essais de cette étude et dans le milieu naturel sur le déplacement préférentiel des Lombricides le long des parois ou d'objets rigides offrant des zones de moindre résistance à leur pénétration dans le sol..

b) Elevages a pH hétérogène (n° 30 à 33).

1° Le nombre total de galeries des trois zones est sensiblement le même quelle que soit la valeur du pH. Ceci est très différent de ce qui se manifeste par la morphologie périphérique où l'activité totale était 24 fois supérieure lorsque le pH 8 était en surface;

2° la différence entre le nombre de galeries des trois sections transversales est peu marquée. Lorsque le pH 8 est dans la zone supérieure, l'activité dans cette zone est 2,5 fois plus importante que celle de la zone inférieure et de

Source : MNHN, Paris

Longueur des galeries périphériques à diverses profondeurs après un mois d'élevage d'*A. icterica*.

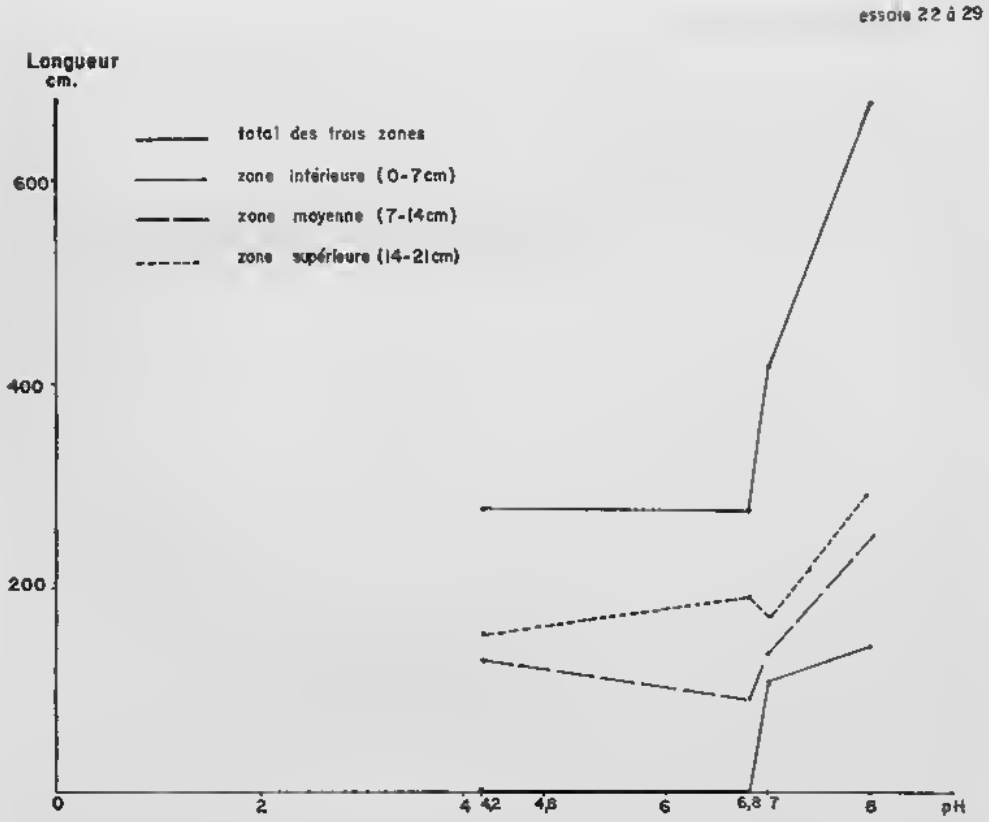


FIG. 60. — Dans des milieux pH homogènes (*essais 22 à 29*).

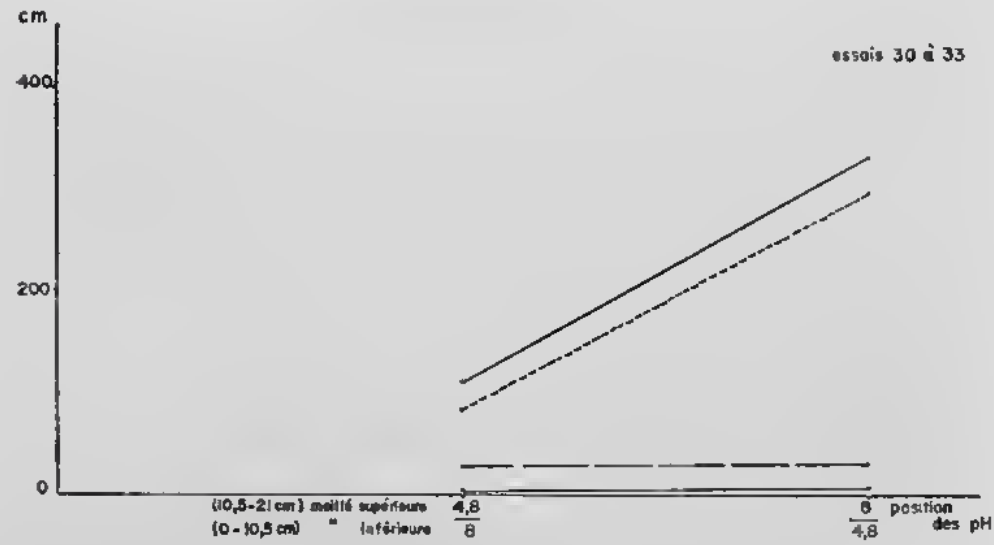


FIG. 61. — Dans des milieux à pH hétérogènes (*essais 30 à 33*).

Source : MNHN, Paris

I,5 fois que celle de la zone moyenne. Inversement, lorsque le pH 4,8 est dans la zone supérieure, l'activité y est 1,5 fois moindre (49 cm) que celle de la zone inférieure (65 cm) et 1,2 fois plus importante que celle de la zone moyenne (39,5 cm).

Ceci est *différent de l'évaluation de la morphologie périphérique.* Ces comparaisons montrent que la morphologie interne enregistre bien plus faiblement les phénomènes que la morphologie externe, dans une proportion de 10 à 30 fois moindre.

TABLEAU 43

INFLUENCE DE L'ALTERNANCE DU pH SUR LE NOMBRE DE GALERIE INTERNES CONSTRUITES PAR *A. icterica* EN UN MOIS (1)

Essais N°°	30 - 31	32 - 33
pH hétérogènes $\frac{\text{SUP.}}{\text{INF.}}$	$\frac{8}{4,8}$	$\frac{4,8}{8}$
Moitié supérieure (10,5 - 21 cm)	101,5	68,75
Moitié inférieure (0 - 10,5 cm)	55	84,75
Total	156,5	153,50

(1) D'après tableau 42. Sup. = moitié supérieure. Inf. = moitié inférieure.

En répartissant comme pour la morphologie périphérique l'activité de la zone moyenne dans les deux autres, la comparaison de l'influence de l'inversion du pH est rendue plus aisée par la coïncidence des zones morphologiques avec celui-ci (tabl. 43). Ici encore, notons la différence des contrastes entre les diverses zones par rapport à ceux de la morphologie périphérique.

Le pH provoque une activité de 1,2 fois supérieure lorsqu'il est en surface : le nombre moyen de galeries internes passe en effet de 101,5 à 84,75. Le pH 4,8 en surface contraste davantage l'activité que lorsqu'il est en profondeur dans la proportion de 1,6.

c) INDICES D'ACTIVITÉ : comparaison des morphologies périphérique et interne. Par l'intermédiaire d'indices il est possible de comparer les longueurs de galeries et leur nombre sur sections transversales. Si l'indice 100 est attribué à la zone de surface à pH 8 pour 290 cm (tabl. 40), les autres zones peuvent être caractérisées par les indices figurant aux tableaux 44 et 45.

Ces deux modes d'évaluation de l'activité des Lombricides mettent en évidence dans cette série d'essai à pH variés des phénomènes de même sens mais d'amplitude très différente.

TABLEAU 44

INDICES D'ACTIVITÉ PÉRIPHÉRIQUE D'*A. Icterica* A DIVERS pH

Essais N°°		22 - 23	24 - 25	26 - 27	28 - 29	30 - 31	32 - 33
pH		8	7	6,8	4,2	$\frac{8}{4,8}$	$\frac{4,8}{8}$
Sections transversales au milieu des zones	S	100	59	62	53	102	28
	M	85	46	31	43	14	9,9
	F	48	37	0	0	2,2	1,7
Total		233	142	93	96	118,2	39,6

S : Zone supérieure (4 - 21 cm).
M : Zone moyenne (7 - 14 cm).
F : Zone inférieure (0 - 7 cm).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 45

INDICES D'ACTIVITÉ INTERNE D'*A. Icterica* A DIVERS pH

Essais N°°		22 - 23	24 - 25	26 - 27	28 - 29	30 - 31	32 - 33
pH		8	7	6,8	4,2	$\frac{8}{4,8}$	$\frac{4,8}{8}$
Sections transversales	S	100	80	120	100	420	270
	M	101	16	0	45	270	210
	F	0	0	0	0	160	360
Total		201	96	120	145	850	840

S : Zone supérieure (4 - 21 cm).
M : Zone moyenne (7 - 14 cm).
F : Zone inférieure (0 - 7 cm).

En résumé, l'étude morphologique de cette série d'élevages fait apparaître deux points principaux :

1° la prédominance de l'activité dans la zone supérieure et à la périphérie des élevages quel que soit le pH. La première est en relation avec le rythme biologique des lombrics. Ils conservent n élevage leur habitud *de remonter en surface la nuit* (*DOWDY* 1944). *La seconde est due à l'effet de paroi, la discontinuité terre-tube est une zone de moindre résistance qui facilite la pénétration et le déplacement les lombrics;*

2° l'intensification de cette activité par les pH alcalins.

D. — VARIATIONS DES PROPRIÉTÉS AGRONOMIQUES DES STRUCTURES

Ces modifications morphologiques des élevages correspondent-elles à des modifications chimiques ? En particulier, que devient la matière organique de la terre initiale, subit-elle des transformations différentes dans les parties non travalllées et dans les parties brassées par *A. icterica.*

Vu l'inexistence des turricules dans la majorité des élevages, les parois des galeries, tapissées du résidu du contenu digestif sur 1 à 2 mm d'épaisseur, sont comparées à la terre située entre les galeries (tabl. 46). Sur les fractions de ces échantillons s'effectuent simultanément des dosages de carbone et d'azote (chap. V, B). La reproductibilité des dosages est donnée au tableau 47.

TABLEAU 46

VARIATION DE LA TENEUR EN CARBONE EN FONCTION DE LA PROFONDEUR ET DU pH DE LA TERRE NON TRAVAILLÉE APRÈS UN MOIS D'ÉLEVAGE D'*A. icterica* (*)
(en p. mille)

Caractéristiques des zones	N°°	22	23	24	25	26	27	28	29
	pH	8	8	7	7	6,8	6,8	4,2	4,2
Matière organique	S	2,87	2,85	2,74	2,85	2,87	2,75	2,86	2,91
	M	2,70	2,70	2,72	2,76	2,81	2,85	2,85	2,89
Plan d'eau 3 cm	F	3,08	2,73	2,84	3,30	2,71	2,76	—	3,12

S : zone supérieure (14 - 21 cm); M : Zone moyenne (7 - 14 cm); F : zone inférieure (0 - 7 cm).
(*) Teneur initiale 3 à 3,5 °/₀₀ de carbone.

Source : MNHN, Paris

1. Influence du pH sur la teneur en carbone de la terre entre les galeries.

De 3,5 pour mille avant l'expérience, la teneur en carbone passe à 2,7 dans les élevages à pH 8 et se maintient à 2,87 dans les élevages à pH 4,2, dans la zone moyenne. Elle est située en dehors des efforts de matière organique (zones) et en dehors du plan d'eau (F) et peut ainsi servir de référence. Un pH alcalin ou neutre peut favoriser une flore microbienne qui détermine une minéralisation du carbone supérieure à celle provoquée par les pH acides.

Ce phénomène est moins marqué dans les zones de surface. Les particules de la nourriture des Lombricides passant dans les échantillons perturbent vraisemblablement les dosages de carbone, ce qui explique l'hétérogéité des résultats de la zone S.

Le plan d'eau détermine un milieu anaérobie peu favorable à la minéralisation du carbone, la moyenne des teneurs en carbone de cette zone est légèrement supérieure à celle des deux autres.

TABLEAU 47

VARIABILITÉ DES TENEURS EN CARBONE DES PAROIS DES GALERIES
(Zone supérieure des élevages) (en p. cent)

N°s Elevages	Mesures			Moyenne
22	4,60	4,94	—	4,77
23	3,30	3,65	—	3,47
24	3,22	3,46	—	3,34
25	3,52	3,71	—	3,61
26	3,46	5,27	—	4,36
27	3,27	4,3	—	3,76
28	3,45	4,22	—	3,83
29	3,41	3,52	3,75	3,56

2. Teneurs en carbone et en azote des parois des galeries.

Quel que soit le pH du milieu, les teneurs en carbone et en azote augmentent dans les parois des galeries.

Le tableau 48 compare pour la zone superficielle, zone où l'activité est la plus intense, la terre des parois (2 à 3 mm) à la terre non travaillée située entre les galeries.

L'augmentation de la teneur en carbone varie entre 22 *et* 66 % par rapport à la terre non travaillée. Celle de l'azote se situe entre 19 et 67 %. Il ne semble pas y avoir de relation entre l'importance de l'augmentation des teneurs et le pH du milieu.

Le degré d'évolution de la matière organique est mis en évidence par le rapport C/N. Pour les parties non travaillées, il est compris entre 7,76 et 9,38 pour les parois des galeries entre 6,3 et 10,35. Le rapport C/N se déplace sans aucune relation avec le pH du milieu.

Aucune étude faite dans le milieu naturel ne porte sur la teneur en carbone et en azote des *parois* des galeries de lombrics et sur celle de la terre environnante. Sans doute parce qu'il est impossible de suivre les réseaux de galeries et, à plus forte raison, ceux d'une espèce déterminée.

Il n'en est pas de même pour les *turricules*. L'augmentation de leur teneur en carbone confirme les résultats de MEYER 1943, l'augmentation en azote, ceux de BARLEY et JENNINGS 1959, RAW 1960 comparées à celle du sol.

Pour la présente série, deux élevages seulement (22 et 23) ont fourni un turricule analysable. La teneur en *carbone* y est d'environ *cinq fois* supérieure à celle de la terre non travaillée et la teneur en *azote* de 2,5 *fois* plus importante avec valeur respective moyenne de 15,6 et 13,5 % pour le carbone, et 0,86 et 0,87 %.

Source : MNHN, Paris

pour l'azote. L'insuffisance de résultats ne permet pas de conclure avec plus de précision, mais ils paraissent toutefois indiquer que les modifications chimiques seront plus marquées dans les turricules que dans les parois de galeries.

TABLEAU 48

COMPARAISON DES TENEURS EN CARBONE ET EN AZOTE DES ZONES DE SURFACE ET DES PAROIS DE GALERIES DANS DES ÉLEVAGES DE *A. Icterica* (en p. mille de terre sèche) (1)

	N°s des Essais	22	23	24	25	26	27	28	29
		8	8	7	7	6,8	6,8	4,2	4,2
C	Parois des galeries	4,77	3,47	3,34	3,61	4,36	3,76	3,83	3,56
	Terre non travaillée	2,87	2,85	2,74	2,86	2,87	2,75	2,85	2,91
	Différence	1,90	0,62	0,60	0,75	1,49	1,01	0,98	0,65
	Augmentation relative %	66	22	22	26	52	37	34	22
N	Parois des galeries	0,58	0,55	0,52	0,44	0,54	0,47	0,37	0,39
	Terre non travaillée	0,37	0,33	0,33	0,34	0,34	0,35	0,31	0,31
	Différence	0,21	0,22	0,19	0,10	0,20	0,12	0,06	0,08
	Augmentation relative %	57	67	58	29	59	34	19	26
C/N	Parois des galeries	8,23	6,31	6,43	8,21	8,08	8,00	10,35	9,13
	Terre non travaillée	7,76	8,64	8,31	8,42	8,44	7,86	9,20	9,38

(1) Ces résultats sont des moyennes de deux ou trois dosages.

E. — COMPARAISON AVEC LE MILIEU NATUREL ET CONCLUSIONS

Les résultats morphologiques obtenus dans cette série d'élevages ne peuvent pas être comparés à des études faites dans le milieu naturel. La littérature, en effet, ne signale rien d'analogue. Toutefois, certains de leurs aspects peuvent être rapprochés de données physiologiques, écologiques ou agronomiques. Deux catégories de conclusions se dégagent de cette série d'élevages, les unes se rapportent à l'influence du milieu sur l'activité des Lombricides, les autres à leur action sur le milieu. Les premières se rattachent aux problèmes écologiques, les secondes aux problèmes pédologiques.

1. Les caractéristiques écologiques des Lombricides :

Les résultats montrent que *A. icterica* manifeste de l'activité à des pH allant de 4,2 à 8, les individus mis en élevage proviennent d'un sol à pH 7. Ces faits apportent quelques éléments en faveur des possibilités d'adaptation de cette espèce et de son comportement. Ils peuvent se résumer de la manière suivante :

— *A. icterica* est une espèce qui peut vivre dans des milieux plus alcalins ou plus acides que son sol d'origine. Elle peut donc être classée parmi les *espèces ubiquistes*, c'est-à-dire très tolérante vis-à-vis du pH du milieu, selon la classification de SATCHELL (1955).

— *A. icterica* est une espèce ne rejetant pas de turricules en surfaces, comme le montre l'observation des douze élevages pendant un mois. Ce comportement est tout particulièrement strict pour les pH inférieurs à 7. Au-dessus, le poids des turricules rejetés est de 2 g à pH 7 et de 5 g à pH 8. Ceci est insignifiant par

Source : MNHN, Paris

rapport à la quantité rejetée par *L. terrestris* (50 à 100 g) (fig. 34 et 43) pendant le même temps.

Ces essais ne peuvent permettre de préciser davantage les caractères adaptifs de *A. icterica* vis-à-vis du pH du milieu, ni à plus forte raison d'indiquer les limites physiologiques à l'égard de ce facteur.

Signalons cependant qu'une partie de ces résultats coïncident à certains égards avec ceux de SAUSSEY (1956) et de SATCHELL (1955) :

SAUSSEY trouve dans le milieu naturel (département de la Manche) une répartition de *A. icterica* dans des sols de pH compris entre 4,9 et 6; d'autres propriétés du sol (texture, matière organique) des travaux culturaux pouvant être limitatifs à son extension, ce qui n'est pas envisagé dans cette série d'essais.

SATCHELL met en évidence l'abondance des individus et des espèces dans les sols alcalins et leur absence dans les sols acides (SATCHELL 1955), une vitesse de pénétration des Lombricides en fonction de l'acidité du sol (rapide dans les sols alcalins, lente dans les sols acides) et leur réaction en contact de solutions à pH variés (SATCHELL 1955, LAVERACK 1961).

2. Influence d' « A. icterica » sur la morphologie et les teneurs en C et N de ses galeries.

La longueur des galeries périphériques est 2,4 fois plus importante dans les milieux à pH 8 que dans ceux à pH 4,2.

Les parois des galeries ont de 22 à 66 % de carbone et 19 à 67 % d'azote de plus que la terre située entre elles. Dans quelques turricules la teneur en carbone est multipliée par 5 et celle de l'azote par 2,5.

Ces résultats montrent qu'aux transformations *physiques* qu'*A. icterica* fait subir au sol, s'ajoutent des transformations *biochimiques* et leur ensemble contribue à l'amélioration des propriétés agronomiques du sol.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSION DE LA TROISIÈME PARTIE

Cinq séries de milieux expérimentaux ont mis en évidence l'influence des variations de facteurs biochimiques et physico-chimiques sur l'activité de *L. terrestris* et *A. icterica* et sur les modifications que cette activité provoque dans les milieux.

L'activité de ces lombrics est évaluée par le développement du réseau de galeries par la production de turricules. L'évolution du milieu d'élevage est caractérisée macromorphologiquement et micromorphologiquement.

1. — INFLUENCE DES CONDITIONS DU MILIEU SUR L'ACTIVITÉ DES LOMBRICS

Les matières organiques déterminent la localisation et l'intensité de l'activité des vers par leur nature, leur forme et leur proportion. Dans un milieu sans matière organique (3 ‰) (phot. 8, fig. 22 et 23) l'activité des vers, dispersée dans tout l'élevage est 5 fois plus intense qu'en présence de 1 % de luzerne (fig. 29 à 32) et 3 fois plus qu'en présence de 1 % de paille (fig. 54, 55). L'intensité de l'activité dépend aussi de l'espèce, dans un même milieu celle de *L. terrestris* est supérieure (fig. 27) à celle de *A. icterica* (fig. 28).

La taille des particules organiques agit aussi sur l'activité. En présence de fragments de paille de 2 à 5 mm *L. terrestris* a une activité de 1,2 supérieure à celle qu'il a en présence de paille de 0,2 à 0,5 mm (fig. 54, 55).

Les milieux contenant 5 % de paille de blé favorisent l'activité de *L. terrestris* par rapport aux milieux en contenant 1 %. La présence d'azote (7 ‰) mélangé à la paille augmente l'activité dans tous les cas.

En présence de luzerne *A. icterica* a son activité maximum lorsqu'elle est située en couverture *L. terrestris* lorsqu'elle est incorporée aux 20 premiers cm de sol.

La présence simultanée de luzerne et de *calcaire* au même niveau favorise l'activité de *L. terrestris* (fig. 35 à 38), tandis que celle de *A. icterica* est favorisée par leur superposition (fig. 39 à 42).

L'humidité, l'aération et la proximité des *parois* du dispositif d'élevage agissent aussi sur l'activité des lombrics. *L. terrestris* grosse espèce, développe ses réseaux de galeries de préférence dans les zones supérieures des élevages, *A. icterica* espèce moyenne, souvent dans les zones inférieures moins aérées.

2. — ACTION DES LOMBRICS SUR LES MILIEUX EXPÉRIMENTAUX

Les variations de la morphologie superficielle des élevages de *L. terrestris* sont caractérisées par la quantité de turricules (fig. 34, 43) apparus en fonction du temps, ce qui n'est pas possible pour les élevages de ses galeries. La morphologie périphérique est définie par les longueurs des galeries extérieures à diverses profondeurs. Les niveaux enrichis en matière organique sont plus travaillés que les milieux non enrichis.

Les modifications micromorphologiques sont évaluées *quantitativement* sur des photographies de lames minces des milieux d'élevage par la porosité; elle varie dans le même sens que la morphologie périphérique. Dans les milieux sans matière organique *L. terrestris* crée une porosité près de 3 fois supérieure à celle de *A. icterica* (fig. 24). Dans les milieux contenant de la luzerne et de la paille, les niveaux enrichis ont une porosité supérieure de 1,2 à 2 fois celles des autres niveaux (fig. 33).

Qualitativement les modifications micromorphologiques sont caractérisées par « l'assemblage élémentaire » sur lequel les lombrics n'agissent pas, les structures et les faits micropédologiques. *Les structures* appartiennent à 4 niveaux (primaire, secondaire, tertiaire, quaternaire) (fig. 16) selon le mode d'association de leurs agrégats et à 6 types : grumeleuse (structure primaire), lacunaire, poreuse, compacte, très compacte (structures secondaires), stratifiée (structures tertiaires)

Source : MNHN, Paris

(photo 8). Selon l'importance du tassement des agrégats, les lombrics, quelle que soit leur espèce et le milieu, *élèvent le niveau structural à un degré supérieur :* un milieu à structure secondaire acquerra sous leur action une structure tertiaire (chap. VII, c et VIII, c) et un milieu à structure tertiaire, une structure quaternaire (chap. VI).

Ces structures sont parfois associées à des phénomènes physico-chimiques. Il se forme en présence de luzerne et de calcaire autour de certaines galeries bien aérées un *manchon* (1/2 à 2 cm(formé à l'intérieur d'un dépôt de *calcite* blanc suivi d'un dépôt humique noir, puis d'un précipité d'oxydes de fer (phot. 15 à 18).

Les conséquences des modifications morphologiques sur les *propriétés physiques, physico-chimiques et microbiologiques* du milieu sont mises en évidence, en comparant la terre non travaillée par les lombrics, à celle de leurs turricules et des parois de leurs galeries.

Les turricules sont plus riches en matière organique évoluée (chap. VII, D et X, D) associée à l'argile (complexe argilo-humique), plus riches en C (18 à 35 %) et en N (19 à 67 %) et plus stables (40 %) que la terre non travaillée. Dans les milieux sans matière organique, ils sont moins stables (10 %) que la terre initiale (chap. VIII, D). Leur *microflore totale* est légèrement supérieure à celle de la terre avoisinante et leurs *acides humiques* semblent associés aux particules d'argiles par des ponts en forme de chaînette (photo 21).

Ces nouvelles propriétés consécutives à l'action des lombrics augmentent la fertilité de la terre.

Les résultats dans leur ensemble sont originaux, ils sont rapprochés autant que possible de certains faits du milieu naturel figurant dans la littérature. Ils en diffèrent essentiellement parce qu' :

1° ils sont issus de données expérimentales bien définies : nature du milieu, nature des animaux mis en élevage;

2° ils distinguent et comparent des propriétés de trois types d'échantillons en fin d'élevages : les turricules, les parois des galeries, la terre non travaillée par les lombrics. Dans la nature il n'est, en effet, pas possible de caractériser, de suivre le réseau d'une espèce de vers;

3° ils portent sur les modifications du complexe argilo-humique, dont la matière organique liée à l'argile est séparée par densité de la matière organique libre sous forme de débris végétaux.

4° sur les modifications micromorphologiques étudiées pour la *première fois* en lame mince qui mettent en évidence des structures particulières construites par les Lombricides.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'étude expérimentale de la morphologie d'un sol artificiel structuré par les Lombricides fait apparaître un certain nombre de résultats originaux qui peuvent être schématisés de la matière suivante.

SUR LE PLAN MÉTHODOLOGIQUE

Les méthodes de Pédologie expérimentale, créées à l'origine pour l'étude de phénomènes physiques et chimiques, peuvent être utilisées en Pédobiologie. Elles permettent de reproduire en laboratoire un milieu contrôlé plus ou moins voisin du milieu naturel, d'en faire varier successivement divers facteurs : la durée de l'élevage, la nature physique et biochimique du milieu, l'espèce pour la présente étude (chap. I, G).

SUR LE PLAN TECHNIQUE

Des dispositifs simples (fig. 4 et 5) dans des matières transparentes rendent possible l'observation et les mesures pendant toute la durée des expériences.

L'évolution de la morphologie du milieu peut être ainsi chiffrée par des procédés particuliers :

a) *la morphologie périphérique* est évaluée par la longueur du réseau de galeries extérieures (chap. III A, fig. 14 et 56);

b) *la morphologie superficielle* (photos 22-23) par le poids de turricules (phot. 7) construits en surface de l'élevage (fig. 34-43);

c) *la morphologie* interne est accessible en fin d'élevage sur des lames minces (20 μ × 8 cm × 15 cm) (phot. 8, 15, 16) faites sur le milieu entier non perturbé, préalablement plastifié (chap. IV) et sur des sections polies.

L'étude de la *micromorphologie d'un sol artificiel* ayant évolué dans des conditions définies, est ainsi réalisée pour la *première fois* au microscope polarisant.
Elle met en évidence des structures propres à l'activité des Lombricides (phot. 16).

Les conséquences des structures sur la transformation des matières organiques initiales sur la porosité (fig. 24, 33), sur la migration du fer (phot. 17, 18) sont précisées respectivement entre autres par les techniques suivantes :

a) le fractionnement par densité (phot. 9 à 11 et fig. 19);

b) le microscope électronique (photo 21);

c) la micromorphométrie sur photographie (chap. IV, I);

d) le microsondage électronique (chap. IV) accessoirement.

Le choix des espèces de lombrics mis en élevage, *L. terrestris* et *A. icterica*, la rapidité et l'abondance des récoltes sont réalisées grâce à *la méthode électrique*, appareil breveté C.N.R.S. (phot. 3 et 4, fig. 7 à 11).

SUR LE PLAN DES FAITS

Les résultats expérimentaux (chap. VI à X) peuvent être rattachés à deux aspects des relations entre la faune et le sol.

Source : MNHN, Paris

1. — ACTION DU MILIEU SUR L'ACTIVITÉ DES ANIMAUX

Certains facteurs du milieu, comme le pH, la matière organique, le calcaire, favorisent ou ralentissent l'activité des Lombricides. Ils peuvent, par exemple, la localiser en profondeur sans pour autant supprimer le rythme nycthéméral de remontée en surface.

C'est ainsi qu'à propos de leur activité sont faites quelques observations sur leur *comportement* dans un milieu artificiel. Certaines limites spécifiques intrinsèques semblent conditionner les déplacements des Lombricides : leurs besoins en oxygène, en eau, en matière organique, leur résistance vis-à-vis du gaz carbonique.

La différence entre les deux espèces est bien marquée.

2. — ACTION DES ANIMAUX SUR LE MILIEU

Les modifications morphologiques que les lombrics provoquent dans les élevages ont une action physique directe et une action physico-chimique indirecte sur les milieux.

a) **Action directe.**

La morphologie *périphérique* (galeries extérieures), la morphologie *interne* (galeries intérieures), la morphologie *superficielle* (turricules), sont profondément modifiées dans les zones à pH élevé (7 à 8) (chap. X, photo 6) et dans les zones enrichies en matière organique (chap. VII à IX, photos 23, 24) et en calcaire (chap. VIII, photo 20). Surtout lorsqu'elles sont travaillées par *L. terrestris* espèce plus grosse que *A. icterica*.

Les deux espèces agissent sur la *structure* de la même manière sur quatre niveaux (chap. VI, C), (primaire, secondaire, tertiaire, quaternaire, fig. 16) dont l'échelle s'étale du micron au décimètre.

Leur action n'atteint jamais « l'assemblage élémentaire » qui dépend de la nature des matériaux du milieu. Elle est localisée tout d'abord dans les turricules où une nouvelle structure primaire (*agrégats grumeleux*) est créée, puis autour des galeries où la structure secondaire initiale est modifiée dans la paroi par compaction et la formation d'un *manchon* caractéristique d'origine *mécanique, physicochimique* et *biochimique* (photos 8, 15).

Enfin, la structure d'ensemble du milieu, architecturée par le réseau de galeries, s'élève au niveau structural supérieur. Un milieu initial à structure secondaire (chap. VII, C_2) acquiert sous l'action des Lombricides une structure tertiaire et un milieu à structure tertiaire passe en fin d'expérience à une structure quaternaire (chap. VI, C_2).

b) **Action indirecte**

C'est une conséquence des modifications morphologiques du milieu, elle affecte certaines propriétés agronomiques de celui-ci.

La porosité dépend de l'espèce. Elle est plus élevée dans les milieux travaillés par *L. terrestris* que dans ceux travaillés par *A. icterica* (fig. 24). Elle dépend aussi de la nature du milieu. Elle est très importance dans toute la hauteur d'un milieu pauvre en matière organique (3 ‰). Elle diminue mais se localise dans les zones enrichies en paille de blé ou en luzerne (fig. 33).

La stabilité structurale des turricules est supérieure à celle du milieu initial en présence de luzerne et inférieure en son absence. L'action propre des Lombricides est différenciée de celui des microorganismes (chap. VIII, D) et le rôle stabilisant des substances humiques (photo 21) formées est mise en évidence.

Les phénomènes micropédologiques de migration de fer (microgleyification) (photos 12, 17, 18, 19), de calcite (photos 20 et 27), de calcédoine (microsilicification) (fig. 52, 53) sont décrits comme étant une conséquence des nouvelles conditions physico-chimiques de la masse anaérobie aérée par les galeries.

Ces divers résultats ont été comparés à ceux obtenus dans le *milieu naturel*. L'influence du milieu sur l'activité animale est rapprochée d'observations agro-

Source : MNHN, Paris

nomiques faites après l'amélioration du sol par enfouissements de matières organiques et de données écologiques sur l'augmentation consécutive des populations de Lombricides.

En ce qui concerne l'action directe des lombrics sur le milieu, les éléments de comparaison sur les relations entre les modifications de la morphologie et celles de la structure du sol en place sont inexistants dans la littérature. Par contre, leur action indirecte sur la porosité, la stabilité structurale, l'évolution de la matière organique et l'aération, peut être comparée à celle qu'ils ont dans les sols agricoles.

Dans l'ensemble, les résultats de ce travail expérimental ne constituent que quelques points de repère relatifs aux *interactions animal-milieu*. Ils montrent cependant l'efficacité de la méthode expérimentale. Elle pourrait dans l'avenir être utilisée dans deux voies complémentaires : l'étude de l'influence d'un ou de plusieurs facteurs du milieu sur l'activité d'une ou plusieurs espèces animales, et l'influence de cette activité sur un sol déterminé.

L'ensemble des résultats ainsi obtenus pourrait être à l'origine d'une *Pédozoologie expérimentale*, complément d'information aux études pédologiques écologiques et agronomiques faites dans le milieu naturel.

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ

Des élevages en milieux contrôlés d'*A. icterica* et de *L. terrestris* sont réalisés dans la terre d'un horizon B d'un sol de limon à divers pH enrichie à certains niveaux en luzerne, paille et calcaire. L'influence du milieu sur l'activité des lombrics et l'influence de cette activité sur la macro et la micromorphologie du sol expérimental sont évaluées quantitativement. Les conséquences des modifications morphologiques sur certaines propriétés physiques (porosité, structure, stabilité structurale) et chimiques (évolution de la matière organique C/N, migration des substances humiques, de l'argile, du calcaire, du fer et de la silice) du milieu sont mises en évidence.

L'étude expérimentale de la morphologie d'un sol artificiel structuré par des Lombricides fait apparaître un certain nombre de résultats *originaux* :

1. SUR LE PLAN MÉTHODOLOGIQUE,

— la méthode de *Pédologie expérimentale* est applicable à l'élevage de lombrics dans un sol artificiel soumis à des facteurs contrôlés;

— la méthode *micromorphologique* peut être utilisée pour l'étude des modèles ainsi réalisés. Elle met en évidence des faits micropédologiques comparables à ceux du milieu naturel : - humification de la matière organique, - migration et dépôt de fer, de calcite et de calcédoine, associés aux galeries et aux turricules de lombrics;

— l'activité des lombrics peut être évaluée par les modifications macromorphologiques mesurées par la longueur des galeries périphériques des élevages et la production de turricules.

2. SUR LE PLAN EXPÉRIMENTAL,

— l'influence du milieu sur l'activité des lombrics est différente pour chaque espèce. Cette activité est maximale en l'absence de matière organique, puis par ordre décroissant en présence de paille puis de luzerne. Elle varie aussi en fonction du pH, de la quantité d'azote et de la présence de calcaire;

— l'influence de cette activité sur la morphologie (périphérique, superficielle, interne) du milieu modifie aussi ses propriétés physiques (porosité, structure, stabilité structurale), chimiques (teneur en C, N) et microbiologiques. Les lombrics créent une structure caractéristique grumeleuse dans les turricules. L'origine physiologique, biochimique, physico-chimique et mécanique de la paroi de leur galerie est démontrée.

Cette étude confirme ainsi :

3. SUR LE PLAN AGRONOMIQUE ET PÉDOLOGIQUE,

— l'intensification de l'activité animale dans les sols par l'enfouissement de matières organiques, et par les pH élevés;

— l'effet de brassage des horizons et l'importance de la remontée de matériaux dans les turricules;

— les relations entre les transformations morphologiques et les propriétés physico-chimiques et microbiologiques du sol.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

AGRELL (J.), 1941. — Zur Ökologie der Collembolen. Untersuchungen in Schwedish. Lappland. *Opuscula entomologica Supplementum*, **III**, 236. S. Lund.

AICHBERGER (R. Von), 1914. — Studies on the nutrition of earthworms. *Kleinwelt* **9**, 53-58.

ALIMEN, 1965. — Atlas de préhistoire. Boubée, Paris.

ALTEMULLER (H. J.), 1964). — Die Anwendung des Phasenkontrastverfahrens bei der Untersuchung von Bodendünnschliffen. In JONGERIUS. Soli micromorphology. *Proceeding of the second international working-meeting on soil micromorphology*. Elsevier edit. 371-390.

ANNE (P.), 1945. — Sur le dosage rapide du carbone organique des sols *An. agr.*, **15**, 161-172.

ANSTETT (A.), 1956. — Sur une méthode rapide de détermination du rapport C/N dans les sols, les amendements organiques et les végétaux. *C. R. VI^e Congrès Sc. du Sol*, Paris **B**, 693.

ARLERY (R.), 1961. — Durée d'insolation (1946-1960) en France. *Monographies de la météorologie nationale*, **24**, 1, 24.

ATLAVINYTE (O. T.), 1960. — Migration des lombric dans les horizons des sols. *Trav. Ac. Sc. Lithuanie*, **C**, 1, 21, 145-151.

ATLAVINYTE (O. T.), 1960. — Migration des lombrics dans les horizons des sols *Trav. Ac. Sc. Lithuanie*, **C**, 1, 21, 145-151.

ATLAVINYTE, 1963. — Erosion du sol et son influence sur les lombrics. *Proc. XVI int. Cong. of zoology*. Washington. **1**, 225.

AUBERT (G.) et DUCHAUFOUR (Ph), 1956. — Projet de classification des sols. *VI^e Congrès international Sc. du Sol*. Paris, **V**, 97; E, 597-604.

AVEL (M.), 1929. — Recherches expérimentales sur les caractères sexuels somatiques des Lombriciens. *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 63 p.

BACHELIER (G.), 1963 — La vie animale dans les sols. O.R.S.T.O.M. Paris, 279 p.

BARLEY (K. P.) et JENNINGS (A. C.), 1959. — Influence des vers sur l'assimilabilité de l'azote et sur les propriétés physiques d'un sol brun rouge. *Austral J. Agric. res.*, **10**, 3, 364-376.

BARRETT (Th. J.), 1947. — Harnessing the earthworm. Bruce Humphries Inc. Boston.

BARRETT (Th. J.), 1948. — Earthworms, their intensité propagation and use in biological soil building. Roseve Calif. « Earthmaster publications ».

BASTISSE (E. M.), 1951. — Dix-huit années d'études lysimétriques appliquées à l'agronomie. *Ann. agro.*, **2**, 727-781.

BECKMANN (W.), 1962. — On the micromorphometric investigation of cavities and aggregates in soils. *Z. Pfl. Düng Bod.*, **99**, 129-139.

BECKMANN (W.), 1962. — Zur Mikromorphometrie von Hohlräumen und Aggregaten im Boden. *Z. Pfl., Düng., Bod.*, **99**, 129-139.

BECKMANN (W.) et GEYGER (E.) 1967. — Entwurf einer Ordung der natürlichen Hohlraum; Agregat und Strukturformen im Boden. In Kubiena W. L. édit. 1967. Die Mikromorphometrische Bodenanalyse Ferdinand Enke Verlag Stuttgart, 196 p.

BERLESE (A), 1905. — Apparachio per raccoglieri presto ed in gran numero piccoli Artropodi. *Redia*, **2**, 85-89.

BESSARD (A.), 1960. — La faune du sol. Conf. à la Maison de la Chimie, Paris.

BETREMIEUX (R.) et HENIN, 1948. — Essais de Pédologie Expérimentale. *C. R. Acad. Sc.*, **227**, 1393-95.

BETREMIEUX (R), 1951. — Etude expérimentale de l'évolution du fer et du manganèse dans les sols. Thèse *Ann. Agr.*, **3**, 193-295.

BEUTELSPACRER (H.), 1952. — Natural filamentous colloïds and crumh formation *Landb. Forsch.*, **5**, 90-92.

BISQUE (R. E.), 1962. — Clay polymerization in carbonate rocks : a silicification reaction defined. Clay and clay minerals. *9th Nat. Conf.*, 1960, 365-374.

BORCHERT (H.), 1966. — *Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft* (à paraître).

BORNEBUSCR (C. H.), 1930. — The fauna of the forest soil. *Forst. Forsovkov. Dan.* **11**, 1-224.

BREESE (B. F.), 1960. — Quartz overgrowths as evidence of silica deposition in soils. *Aust. J. Sci.* **23**, 18.

BREMNER (J. M.) et LEES (H.), 1949. — Etude de la matière organique du Sol. *J. Agr. Sc.*, **39**, 274-279.

BREWER (R.), 1964. — Fabric and Mineral Analysis of soils. John Wiley and Sons, London, 470 p.

Source : MNHN, Paris

BROWN (G.), 1961. — The X-ray identification and crystal structures of clay minerals. *Min. Soc.* (Cloy Min. Group). London, 544 p.

BUNTLEY et PAPENNICK, 1960. — Worm-worked soils of eastern South Dakota, their morphology and classification. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **24**, 2, 128-132.

CASTAING, 1951. — Applications des sondes électroniques à une méthode d'analyse ponctuelle chimique et cristallographique. Thèse, Paris.

CERNOSVITOV L. et EVANS (A.C.), 1947. — *Lumbricidae* (*Annelidae*) *Linn. Soc. London. Synops. Brit. Fauna*, **8**, 1-36.

DARWIN (C.), 1881. — The formation of vegetable mould through the action of worms, with observation on their habits. Murray, London, 326 p.

DAWSON (R. C.), 1947). — Earthworms microbiology and the formation of interstable soile aggregates. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **12**, 512-516.

DAY (G. M.), 1950. — Influence of earthworms on soil microorganisme. *Soil Sci.* **99**, 175-184.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE (C.), 1950. — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. Hermann et Cie, Parie, 360 p.

DEMOLON (A.), 1952. — Principes d'Agronomie dynamique du sol. Dunod, Paris, 520 p.

DIMO (N. A.), 1938. — Rôle des vers dane les terrains irrigués. *Ann. Appl. biol.* **1**, 35.

DOEGLAS (D. J.) et al., 1965. — On the identification of feldspashs in soils. *Med. Land.* Wageningen (P. B.), 1-14

DOEKSEN (J.), 1950. — An electrical method of sampling eoil for earthworme. *Congr. nt. Sci. du sol* (Amsterdam), **II**, 129-130.

DOEKSEN (J.), 1960. — A simple breeding cell for observations on earthworms and other soil inhabiting animals, *Jaarb. I.B.S.*, 187-189.

DOEKSEN (J.), 1962. — Het vaststellen van groei bij regenwormen. *Jaarb. I.B.S.*, 173-175.

DOEKSEN (J.), 1964. — Notes on the activity of earthworms. *Jaarb. I.B.S.* 177-180.

DOEKSEN (J.) et VAN DER DRIFT, 1963. — Soils organisms. *Proceding of the colloquium on soil fauna, soil microflora and their relationships*. Elsevier, Amsterdam. 453 p.

DOKUCHAEV (V. V.). 1883. — Russian Chernozem. *Izd. Acad. Nauk. SSSR.* 3.

DOWDY (W. W.), 1944. — The influence of temperature on vertical migrations of invertebrates inhabiting different soil types. *Ecology*, **449**, 25 p.

DRIEDAX (L.), 1931. — Investigation on the importance of earthworms for plant growth. *Arch. Pflanzenbau*, **7**, 413, 64-67.

DUCHAUFOUR (Ph.), 1959. — La dynamique du eol forestier en climat atlantique. Pres. Univ Laval, Québec, 72 p.

DUCHAUFOUR (Ph.), 1965. — Précis de Pédologie, Masson, Paris. 480 p.

DUCHON (M.) et LAFON (M.), 1951 — Quelques données biochimiques sur les Annélides. *Ann. Sci. Nat.*, Zool., II[e] série, **13**, 427-452.

DUTT (A. K.), 1948. — Earthworms and eoil aggregation. *Amer. Soc. Agr.*, **5**, 40, 407-415.

EROFEEV (N. S.), 1964. — Influence de la paille sur l'activité biologique du sol et des plantes. *Izvest. Akad. Nauk. S.S.S.R.* Ser. biol., 3, 465-8.

EVANS (A. C.), 1947. — Earthworms. *J. Bd. Greenkeep. Res.* **7** (23), 49-54.

EVANS (A. C.) et GUILD (W. J.), 1947. — Studies on the relationship between earthworms and soil fertility. *Ann. Appl. Biol.*, **34**, 307-330.

FEONOROFF (A.), 1960. — Evaluation de la stabilité structurale d'un sol (indices) ; nouvellee normes d'emploi pour l'appareil à tamiser. *Ann. Agron.*, **II**, 651-659.

FLAIG (W.), 1952. — Über die Bildung von huminsäure ähnlichen Stoffen aus Streptomycenten Kulturen. *Pfl., Düng., Bod.* **57**, 102, 1, 42-51.

FLAIG (W. et BEUTELSPACHER (H.). 1951. — Zur Kenntnie der Huminsäuren : Elektronenmikroskopische Untersuchungen an natürlichen und eynthetischen Huminsäuren. *Z. Planz., Düng., Bod.*, **52**, 97, 1, 1-21.

FORSSLUND (K. H.). 1943. — Studien über die Tierwelt des nordschwedischen Waibodens. *Meddel fran Statens Skogfsörsöksanstalt*, **34**, 283 p.

FRANTZ (H.). 1942. — Untersuchungen über die Bedeutung der Bodentiere fur die Erhaltung und Steigerung der Bodenfruchtbarkeit. *Forschungsdienst* **13**, 320-333.

FREI (E.), 1948. — Studies of eoil fabric in agricultural soils. *Lond. Jb. Schweiz*, **62**, 20-36.

FRENCH (C. E.) et al, 1957. — Nutrient composition of earthworms. *J. Wildelife Mgmt.*, **21**, 348.

GARNIER (M.), 1967. — Climatologie de la France, sélection de statistiquee *Mémorial de la météorologie nationale*, 50.

GATES (G. E.), 1951. — On endemicity of earthworme in the British Isles with notes on nomenclature, taxonomy and biology (*Oligochaeta, Lumbricidae*). Ann. Mus. Nat. *Hist.*, **13**, I, 33-43.

GAWRONSKI (E.), 1962. — Optical properties of the humus fraction of the earthworms. *A. caliginosa. Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska*, **XVIII**, 9.

Source : MNHN, Paris

GEYGER (P.), 1962. — Zur Methodik der mikromorphometrischen Bodenuntersuchung. *Z. Pfl., Düng., Bod.*, **99**, 118-129.

GHILAROV (M. S.), 1956. — Significance of soil fauna studies for the soil diagnostics. *C. R. 6e Congrès Int. Sci. Sol*, Paris, **III**, 55-60

GISIN (H.), 1949. — Exemple du développement d'une biocénose dans un tas de feuilles en décomposition. *Mitt. Schweiz. ent. Ges.*, **22**, 422.

GRAFF (O.), 1953. — Die Regenwürmer Deutchlands. *Schriftenreihe der Forschungsanstalt f. Landwirtschaft*, Braunschweig-Volkenrode, **7**, 81 p.

GRAFF (O.) et SATCHELL (J. E.), 1967. — Progress in soil Biology. *C. R. du colloque sur la dynamique de la biocénose du sol.* (Braunschweig-Völkenrode, sept. 1966). Vieweg, 656 p.

GRASSE (P. P.), 1959. — Traité de Zoologie. Masson, Paris. 17 volumes.

GUILD (W. J.), 1955. — Earthworms and soil structure. In Soil Zoology, Kevan édit. Butterworth, London, 83-98.

GURIANOVA (O. Z.), 1940. — Pedology, **4**, p. 99-106.

HALLSWORTH (E. G.) et CRAWFORD (D. V.), 1965. — Experimental Pedology. *Proceeding of the Eleventh Easter School in Agricultural Science.* Nottingham, Butterworth. London, 414 pp.

HENIG (A.), 1958. — Considérations critiques sur les mesures de volume et de surface en microscopie. *Zeiss Bul. techn.* **30**, 78-87.

HENIN (S.), 1937. — Asymétrie et orientation des micelles argileuses. *C. R. AC Sci.*, **204**, 1498-1937.

HENIN (S.), 1938. — Etude physico-chimique de la stabilité structurale des terres. Thèse. Paris. 60 p.

HENIN (S.) et TURC (L.), 1949. — Essai de fractionnement des matières organiques du sol. *C.R. Ac. Agr.*, **35**, 41-44.

HENIN (S.), MONNIER (G.) et COMBEAU (A.), 1958. — Méthode pour l'étude de la stabilité structurale des sols. *Ann. Agron.*, **9**, 73-92.

HENIN (S.), FEONONOFF (A.), GRAS (R.) et MONNIER (G.), 1960. — Le profil cultural. Edition des Ingénieurs agricoles, Paris, 390 p.

HENRY (E.), 1900. — Feeding experiment on earthworms with beech, oak and hornbeam leaves. *J. agr. prat.*, 778.

HESS (W. N.), 1924. — Reaction to light in the earthworms, *Lumbricus terrestris*, *J. morph.*, **38**, 515-542.

HEYMONS (R.), 1923. — Der Einfluss der Regenwürmer auf Beschaffenheit und Ertragsfahrigkeit des Bodens. *Z. Pfl., Düng., Bod.* **99**, 129.

HOEKSEMA (K. J.), JONGERIUS (A) et VAN DER MEER (K), 1956. — Over de invloed van regenwormen op de bodemstructur in gemulchte boomgaarden. *Tijdschr. Ned. Heide Mij.*, **67**, 83-89, 109-120.

HOEKSEMA (K. J.) et EOELMAN, 1960. — The role of biological homogenelsation in the formation and transformation of greybrown podzolic soils. *Trans. 7th int. Cong. Soil Sci.* Madison.

HOFFXMEISTER (W.), 1845. — Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer. Braunschwelg. 43 p.

HOPP (H.) et HOPKINS (H. T.), 1946. — Earthworms as a factor in the formation of water stable soil aggregates. *J. Soil nat. conserv.* **I**, **1**, 11-13.

HOPP (H.) et SLATER (C. S.), 1948. — Influence of earthworms on soil productivity. *Soil Sci.*, **66**, 421-428.

HOPP (H.) et SLATER (C. S.), 1949. — The effect of earthworms on the productivity of agricultural soils. *J. Agr. Res.* **78**, 325-339.

HOWELL (C. D.), 1939. — The responses of light in the earthworm *Pheretima agrestis* with special references to the function of the nervous system. *J. exp. Zool.*, **81**, 231-259.

HUTCHINSON (S. A.) and KAMEL (M.), 1956. — The effect of earthworms on the dispersal of soil fungi. *J. Soil Sci.*, **7**, 2, 213-218.

JACOT (A. P.), 1936. — Soil structure and soil biology. *Ecology, XVII*, **3**, 359-379.

JEANSON (C.), 1958. — Influence des matières plastiques sur un élevage de Collemboles. *Vie et milieu*, **IX**, 4, 469-475.

JEANSON (C.), 1960 a. — Etude expérimentale de l'action de *L. herculeus* Sav. (Oligochète, Lombricide) sur la stabilité structurale des terres. *C. R. Ac. Sc.*, **250**, 3041-3043.

JEANSON (C.), 1960 b — Evolution de la matière organique du sol sous l'action de *L. herculeus*. (Oligochète Lombricide). *C. R. Ac. Sc.*, **250**, 3500-3502.

JEANSON (C.), 1960 c. — Fractionnement par densité de la matière organique des sols. *Ann. Agro.* **11**, 4, 481-497.

JEANSON (C.), 1961. — Sur une méthode d'étude du comportement de la faune du sol et de sa contribution à la pédogenèse. *C. R. Ac. Sc.*, **253**, 2571-2573.

JEANSON (C.), 1962 a. — Une méthode de fractionnement densimétrique par centrifugation des matières organiques du sol. *Ann. Agron.*, **13**, 1, 55-63 (en collaboration avec Turc et Monnier).

Source : MNHN, Paris

JEANSON (C.)., 1962 b. — Etude expérimentale de l'action de *L. herculeus*. Savigny (Oligochète, Lombricide) sur la microflore totale d'un milieu artificiel. In soil organisms. *Proceeding of the colloquium on soil fauna soil microflora and their relationships* Doeksen et Van der Drift, édit. 1963. North Holland publishing company, Amsterdam. 327-331.

JEANSON (C.), 1963 a. — Extracteur de vers de terre par le courant électrique. Brevet d'invention C.N.R.S. du 12 octobre 1964, n° 1378 869, 5 p.

JEANSON (C.), 1963 b. — Une méthode de microflottation densimétrique complémentaire du Berlèse. *Pédobiologia* 1964, **4**, 31-34.

JEANSON (C.), 1963 c. — Perspective de la Pédozoologie expérimentale. *Proceeding of the XVI International Congress of Zoology*. Washington D. C., **2**, 311.

JEANSON (C.), 1964 a. — Etude expérimentale de l'action des matières organiques eur la stabilisation de la structure du sol (en collaboration avec Monnier). In experimental Pedology Hallsworth et Crawford. *Proceeding of the eleventh Easter School in Agricultural Science University of Nottingham*, 244-254.

JEANSON (C.), 1964 b. — Micromorphologie et Pédozoologie expérimentale : étude sur plaques minces de grandes dimensions de la structure créé par les Lombricides. In Soil micromorphology. *Proceeding of the second international Working-Meeting on soil micromorphology*. Arnhem (Pays-Bas) Elsevier, Amsterdam, 47-55.

JEANSON (C.), 1964 c. — Micromorphologie du sol. *Ann. Agron.*, **15** (6), 693-696.

JEANSON (C.), 1964 d. — Extracteur de vers de terre par le courant électrique. Notice C.N.R.S. de la 60e exposition de physique, 2 p.

JEANSON (C.), 1965 a. — Biologie, Micromorphologie et Science du sol. *Bulletin E.N.S.A. Nancy*, **1**, 92-97.

JEANSON (C.), 1965 b. — Biologie, Micromorphologie et Science du sol. *Bulletin E.N.S.A. Nancy, géologie dynamique*. Juillet.

JEANSON (C.), 1967 a. — Les méthodes de la morphologie du sol. *Bulletin A.F.E.S.* (à paraître).

JEANSON (C.), 1968. — Migrations chimiques dans un sol artificiel : étude micromorphologique. *Geoderma*. Elsevier édit. (à paraître).

JEFFERSON (P.), 1956. — Studies on the earthworms of turf. *J. Spot Turf. Res. Inst.*, **8**, 32, 166-179.

JONGERIUS (A.), 1964. — Soil Micromorphology. *Proceeding of second internationl working meeting on soil micromorphology*. Elsevier, Amsterdam, 540 p.

JONGERIUS (A.) et SCHELLING (J.), 1960. — Micromorphology of organic matter formed under the influence of soil organisms especially soil fauna. *Trans. 7th internation. Cong. Soil Sci.* III Soil Biol. Madison Wis., **70**, 2-10.

JONGERIUS (A.) et HEINTZBERGER (G.), 1963. — The preparation of mammoth-sized thin sections. *Soil Survey papers* (P. B.) **1**, 37 p.

JONGERIUS (A.), 1954. — Les sols du domaine de La Minière. *Ann. Agr.* **24**, VI, 961-983.

JOSHI (N. V.) et KELKAR, 1952. — The role of earthworms in soil fertility. *Indian J. agric. Sci.* **22**, 189-196.

JOYNER (J. W.), HARMON (N. P.), 1961. — Burrows and oscillative behavior therein of *Lumbricus terrestris*. *Proc. Indiana. Acad. Sci.* **71**, 378-84.

JUBERTHIE (C.) et MESTROV (M.), 1965. — Sur les oligochètes terrestres des sédiments argileux des grottes. *Ann. de Spéléologie* XX, **2**, 209-306.

KEVAN (D. K. McE), 1955. — Soil zoology. *Proceeding of the University of Nottingham Second Easter School in Agricultural Science*. Butterworth Londres, 512 p.

KOLLMANSPERGER (F.), 1956. — Lumbriciden in humiden und ariden Gebieten und ihre Bedeutung fur die Fruchtbarkeit des Bodens. 5e *Congr. int. Sci. du sol*, Paris, III, **48**, 293-299.

KONONOVA (M. M.), 1961. — Soil Organic Matter. Pergamon Press.

KRAUSKOPF (K. B.), 1959. — The geochemistry of silica in sedimentary environments. *Soc. Econ. Pol. Miner. Publ.* **7**, 4-19.

KUBIENA (W. L.), 1931. — Micropedological studies. *Wiss. Arch. Pflanzenbau*, **5**, 613-648.

KUBIENA (W. L.), 1938. — Micropedology. Amee, Iowa, 318 p.

KUBIENA (W. L.), 1943. — L'investigation microscopique de l'humus. *Z. Weltforstwirtsch*, **10**, 7-10, 387-410.

KUBIENA (W. L.), 1953. — The soils of Europe, London Murby.

KUBIENA (W. L.), 1955. — Animal activity in soils as a decisive factor in establishment of humus forms. In soil Zoology. Kevan ed., London, Butterworths, 73-82.

KUBIENA (W. L.) — Die Mikromorphometrische Bodenanalyse. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart, 196 p.

KUBIENA (W.), BECKMANN (W.), GEYGER (E.), 1961. — Zur Methodik der Photogrammetrischen Strukturanalyse des Bodens, *Z. Pfl., Düng., Bod.*, **92**, 2, 116-126.

KUBIENA (W.), BECKMAN (W), CEYGER (E.), 1963. — Mikromorphetrische Untersuchungen an Hohlräumen im Boden. *Ann. Edaf. Agrobol.* Madrid, **22**, **11**, 12, 551-688.

KÜHNELT (W.), 1950. — Bodenbiologie. Heroid Ed., Vienne, 368 p.

KÜSTER (E. Von), 1952. — Umwandlung von Mikroorganismen Farbstoffen in Humusstoffe *Z. Pfl., Düng., Bod.*, **57**, 102, 1, 51-57.

Source : MNHN, Paris

LAVERACK (M. S.), 1961. — Responses top and ocid solutione. *Comp. Biochem Physiol.*, **2**, 22-34.

LAVERACK (M. S.), 1963. — The physicology of earthworms. Pergamon Prese, Oxford, 206 p.

LEBORGNE (E.), 1955. — Sur la susceptibilité magnétique du soi. Thèse, Paris, 81 p.

LUNT (H.), JACOBSON (H. G. M.), 1944. — The chemical composition of earthworms casts. *Soil Sci.* **58**, 367-375.

MACFAYDEN (A.), 1948. — The meaning of productivity in biological systems. *Journ. anim. ecol.* **17**, 1, 75-80.

MALDAGUE (M. E.), 1959. — Importance et rôles de la microfaune du eoi. *Bull. Agric. Congo-Belge.* **1**, 5-34.

MEYER (L.), 1943. — Experimenteiier Beitrag zu makrobiologischen Wirkungen auf Humus und Bodenbiidung. *Z. Bod. Pfl. Düng.*, **29**, 74, 119-140.

MICHAELSEN (W.), 1900. — Oligochaeta in das Tierreich, Berlin.

MICHON (J.), 1954. — Contribution expérimentale à l'étude de la biologie des *Lumbricidae*. Thèse Poitiers, 192 p.

MILES (H. B.), 1963. — Soil protozoa and earthworm nutrition. *Soil Sci*, **95**, 6, 407-49.

MILLOT (G.), 1964. — Géologie des argiles. Masson, Paris, 499 p.

MONNIER (G.), 1965. — Action des matières organiques sur la stabilité structurale dss sols. Thèse Paris, 120 p.

MONNIER (G.), TURC (L.) et JEANSON (C.), 1962. — Une méthode de fractionnement densimétrique par centrifugation des matières organiques du sol. *Ann. Agron.*, **19**, 1, 55-63.

MÜLLER (P. E.), 1889. — Research on the natural forms of humus and their influence on vegetation and soil. *Ann. Sci. Agron. Nancy*, **9**, 85-423.

MURPHY (P. W.), 1962. — Progress in soil zoology. *Papers from a colloquium on Research Methods organized by the soil Zoology Committe of I.S.S.S.* Butterworths, London, 393 p.

NEF (L.), 1957. — Etat actuel des connaissances sur le rôle des animaux dans la décomposition des litières de forêts. *Agriculture* V, 2e série, **9**, 245-316.

NIELSON (R. L.), 1953. — Recent research work. Earthworm. *N. Z. J. Agric.*, **89**, 374.

NIJHAWAN (S. D.)and KANWAR (J. S.), 1952. — Physichochemical properties of earthworms casting and their effects on the productivity of soils. *Indian J. Agric. Sci.*, **22**, 357-375.

NYE (P. H.), 1955. — Some soil forming processes in the humid tropics IV the action of the soil fauna. *J. Soil Sci.*, **9**, I, 72-83.

OMODEO (P.), 1956. — Contribution alla revione dei *Lumbricidae*. *Arch. Zool. Ital.*, **41**, 129-213.

PARKER (G. H.) et PARSHLEY (H. M.), 1911. — The reaction of the earthworms to dry and to moist eurfaces. *J. exp. Zool.* II, 361-363.

PENRO (G.), 1964. — Contribution à l'étude expérimentale de l'altération géochimique des roches cristallines. Thèse I.N.R.A., Paris, 344 p.

PLAISANCE (G.) et CAILLEUX (A.), 1958. — Dictionnaire des sols, Paris, Maison Rustique, 604 p.

POCHON (J.) et BARJAC (M.), 1958. — Traité de Microbiologis des sols, Masson, Paris, 700 p.

PONOMAREVA (S. I.), 1950. — Le rôle des vers de terre dans la création d'une structurs stable dans la rotation des prairies artificielles. *Pochvovedenie*, 476-486.

PONOMAREVA (S. I.), 1953. — L'effet de l'activité des vers de terre sur la minéralisation des résidus végétaux. *Pochvovedenie*, 727-732.

PRAT (H.), 1960. — Métamorphose explosivs de l'humanité. S.E.D.E.S., Paris, 310 p.

RAW (F.), 1960. — Earthworm population studies : a comparaison of sampling methods. *Nature*, **187**, 257.

RONDE (G.), 1960. — Waldbodendüngung und Lebensgemeinschaft : Bodenfauna. *Ang. Ent.* **47**, 1, 52-57.

ROOTS (B. I.), 1956. — The water relations of earthworms. *J. exp. Biol.* **33**, 29-44.

RUSCHMANN (G.), 1953. — Über Antibiosen und Symbiosen von Bodenorganismen und ihre Bedeutung fur die Bodenfruchtbarkeit. Die symbiotichen und antibiotischen Regenwurm Actinomyzeten. *Zeit. Acker und Pflanzenbau*, **97**, 101, 114.

RUSSEL (E. J.), 1900. — The effect of earthworms on soil productiviness. *J. agricult. Sci.* **3**, 246-257.

SATCHELL (J E.), 1955a. — Aspects of earthworm ecology. In soil zoology, Butterworths. London, 180-199.

SATCHELL (J. K.), 1955b. — An electrical method of sampling earthworm populations. In soil Zoology, Kevan edit. Butterworths, London, 356-364.

Source : MNHN, Paris

SAUSSEY (M.), 1956. — Observations sur les relations entre la composition physico-chimique du sol et son peuplemnt en Lumbricidae. *Arch. Zool. exp. gen.* **93**, Notes et Revues, 123-134.

SAUSSEY (M.), 1966. — Contribution à l'étude des phénomènes de diapause et de régénération caudale chez *A. icterica* Sav. (Oligochète, Lombricien) *Sc. Lin. de Norm. Nlle série Zool.* **III**, 1, thèse 158 p.

SEGALL (J.), 1933. — Versuche Ober Lichtreaktionem und Lichtempfindlichkeit beim Regenwurm. *Zeit. vergl. Physiol.*, **18**, 94-109.

SCHLUGE (W.), 1959. — Der Teilchengrossenanalysator nach Endter. *Zeiss Bull. Tech.*, **83**, 68-71.

SCHUTZ (W.) et FELBER (E.), 1956. — What microorganisms participate in the formation of soil aggregates in the gut of earthworms ? *Z Acker u. Pfl.*, **101**, 471-476.

SHELFORD (V. E.), 1911. — Physiological animal geography. *Journ. Morph.*, **22**, 551-618.

SIEVER (R.), 1957. — The silica budget in the sedimentary cycle. *Amer. Min*, **42**, 821-841.

SIMON-SYLVESTRE (G.), 1959. — L'enfouissement des pailles dans le sol. Etude générale et répercussion sur la microflore du sol. Thèse. *Ann. agron.* Janvier-avril 1960.

SLATER (C. S.) et HOPP (H.), 1947. — Relation to earthworm population and soil physical condition. *Soil Science soc. of Am.*, **12**, 508-511.

SPANNAGEL (G.), 1954. — Modellversuch mit Regenwurmn zur Frage der Bodenbildung und Bodenfruchtbarkeitssteigerung. *Z. Pfl., Düng., Bod.*, **64**, 217-222.

STREBEL (O.), 1932. — Beiträge zur Biologie, Ökologie und Physiologie einheimischer Collembolen. *Z. Morph. ökol. Tiere*, **25**, 31-153.

STOLKOWSKI (J.), 1962. — Témoins et faux témoins en Biologie. *Revue de Synthèse* (Centre international de syntèse), 3e série, LXXXIII, 209-236, Albin Michel, Paris.

SWABY (R. J.), 1949. — The influence of humus on soil agregation. *Journ. Soil Sci.* **I**, 182-194.

SWABY (R. J.), 1950. — The influence of earthworms on soil aggregation. *Jour. soil Sci.*, **2**, 195-7.

TERMIER (H. et G.), 1956. — Histoire géologique de la biosphère. Masson, Paris, 721 p.

TETRY (A.), 1938. — Contribution à l'étude de la faune de l'est de la France (Lorraine). Thèse, Nancy, 453 p.

TEOTIA (S. P.), 1950. — Effect of stubie mulching on number and activity of earthworms. *Nebr. Agr. Res. Bul.*, 165 p.

TRAGARDH (I.), 1933. — Methods of automatic collecting for studying the fauna of the soil. *Bull. ent. Research*, **24**, 2, 203-214.

UHLEN (G.), 1953. — Preliminary experiments with earthworms. *Landbr. Hogsk Inst. Jordkultur meld*, **97**, 161-183.

VAN DER DRIFT (J.), 1963. — The disappearance of litter in mull and mor in connection with wearther conditions and the activity of the macrofauna. in soil micromorphology. Doeksen and Van der Drift edit., 125-133.

VAN RHEE (J. A.) et NATHANS (S.), 1961. — Observations on earthworm populations in orchard soils. *Neth. J. agric. Sci.*, **9**, 2, 94-100.

WALTON (W. R.), 1933. — The reaction of earthworm to alternating current of electricity in the soil. *Proc. ent. Soc. Wash.*, **35**, 24-27.

WATERS (R.A.S.), 1955. — Numbers and weight of earthworms under a highly productive pasture. *N. Z. J. Sci. Tech.*, **36**, 516-525.

WILCKE (D. E.), 1953. — Über die verticale Verteilung der Lumbriciden im Boden. *Zeit Morph. Ökol. Tiere*, **41**, 372-385.

WOLF (A. V.), 1940. — Paths of water exchange in the earthworm. *Physiol. Zool.*, **13**, 294-308.

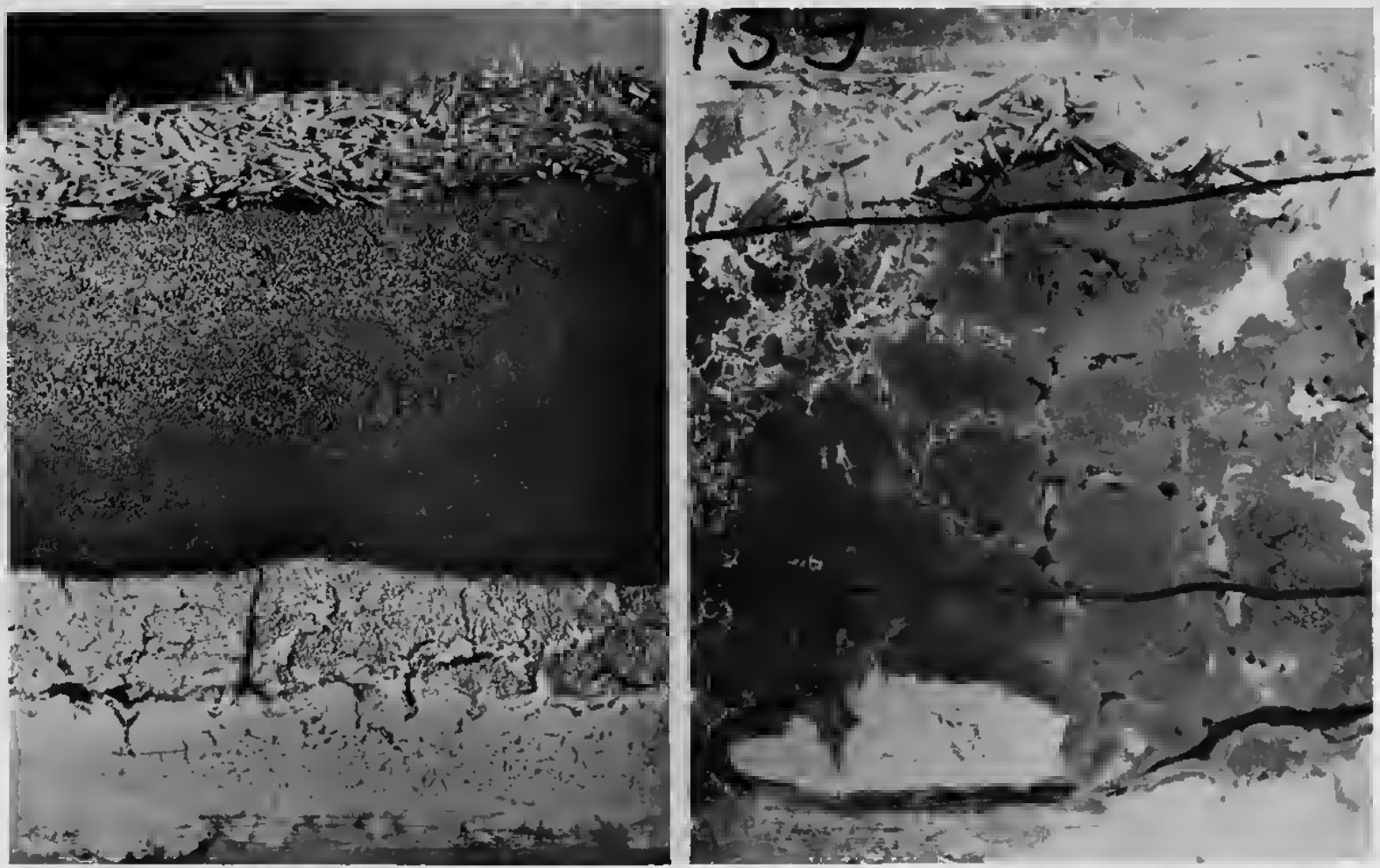
YERKES (R. M.), 1912. — The intelligence of earthworms. *J. Anim. Behav.*, **2**, 332-352.

ZICCI (A.), 1954. — Determination of number and size of sampling unit for estimating Lumbricides populations of arabie soils. *Agro. stud.*, **1**, 14, 1-20.

MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.



Elevage en cuve (1)

1. Etat initial
   — surface : paille.
   — partie médiane : horizon B sol de limon;
   — partie inférieure : kaolin.

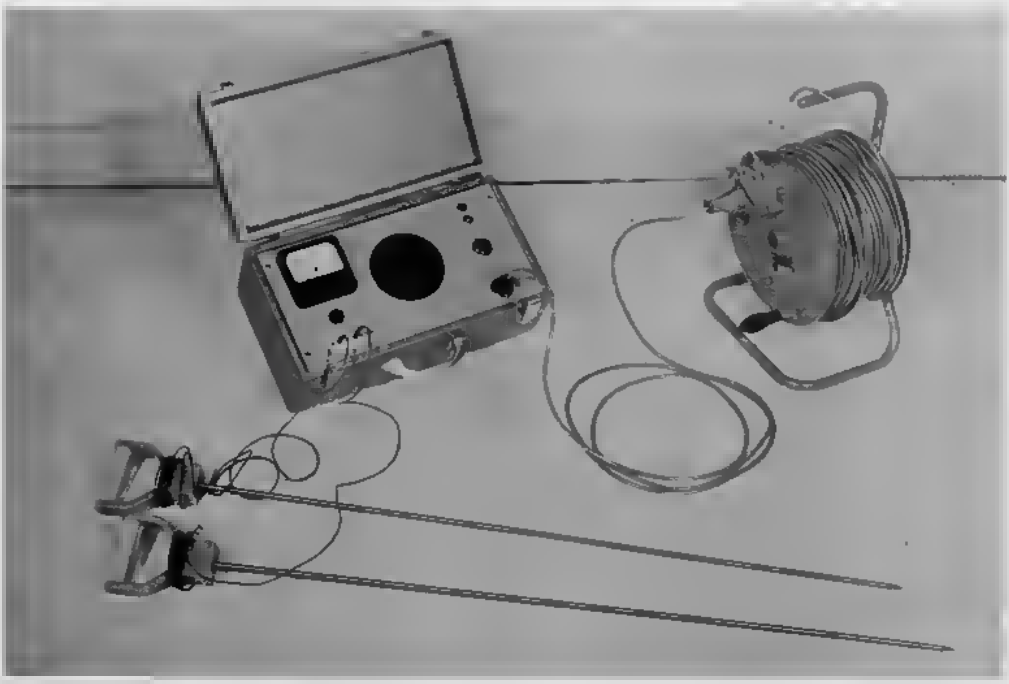
2. Etat final (après 1 mois)
   brassage réalisé par un *L. terrestris*.

(1) Voir fig. 4 et 21.

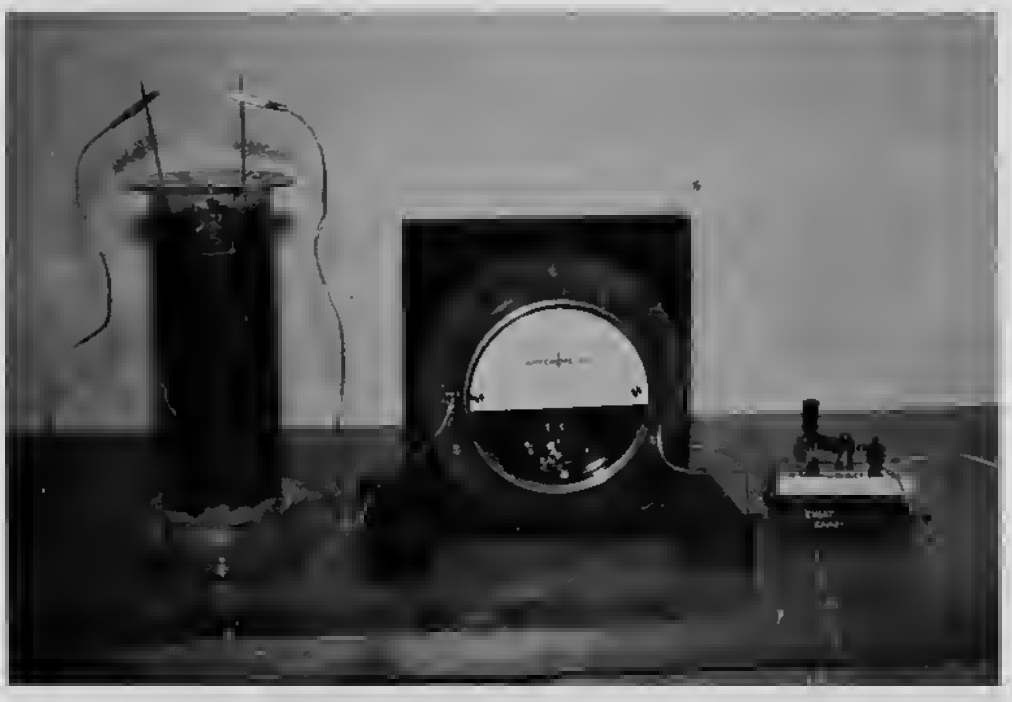
PLANCHE I

Source : MNHN, Paris

Extracteur de vers par le courant électrique (1)



3. Modèle terrain (220 V, 3 A).



4. Montage laboratoire (110 V, 1/5 A).

(1) Voir fig. 7 et 8, chapitre 1, E.

Source : MNHN, Paris

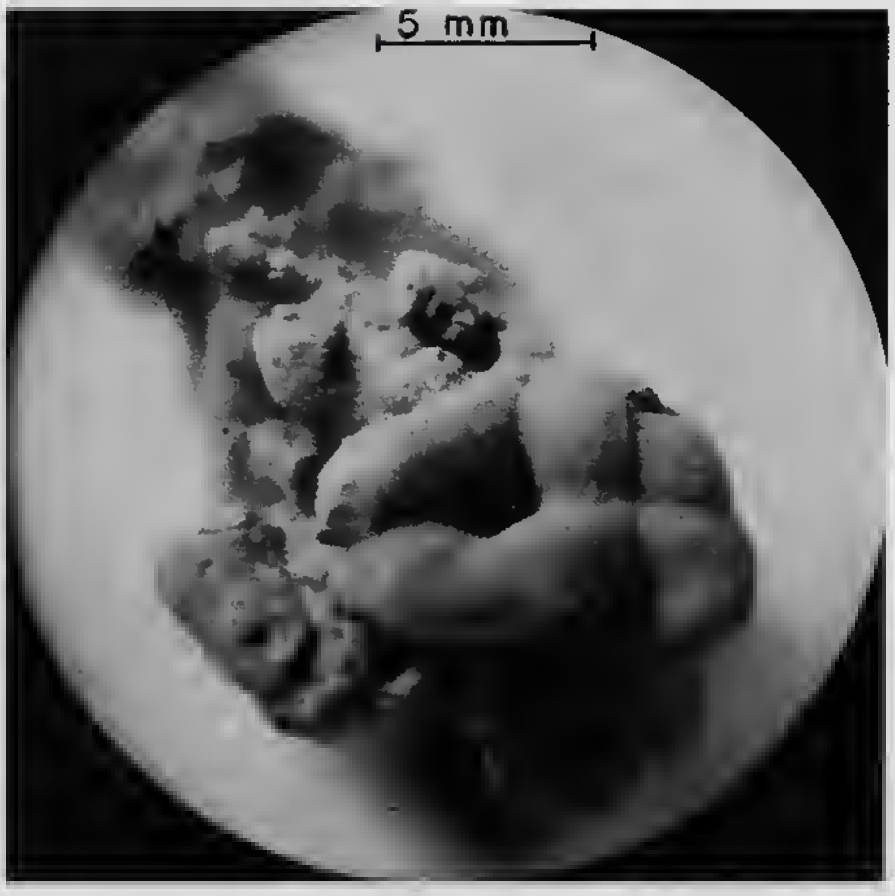
Elevages en tube

5. Tube ouvert après extraction.

6. Galeries périphériques d'*A. icterica* en 1 mois (voir fig. 57)
— à gauche pH 8 : *galeries nombreuses.*
— à droite pH 4,2 : *galeries rares.*

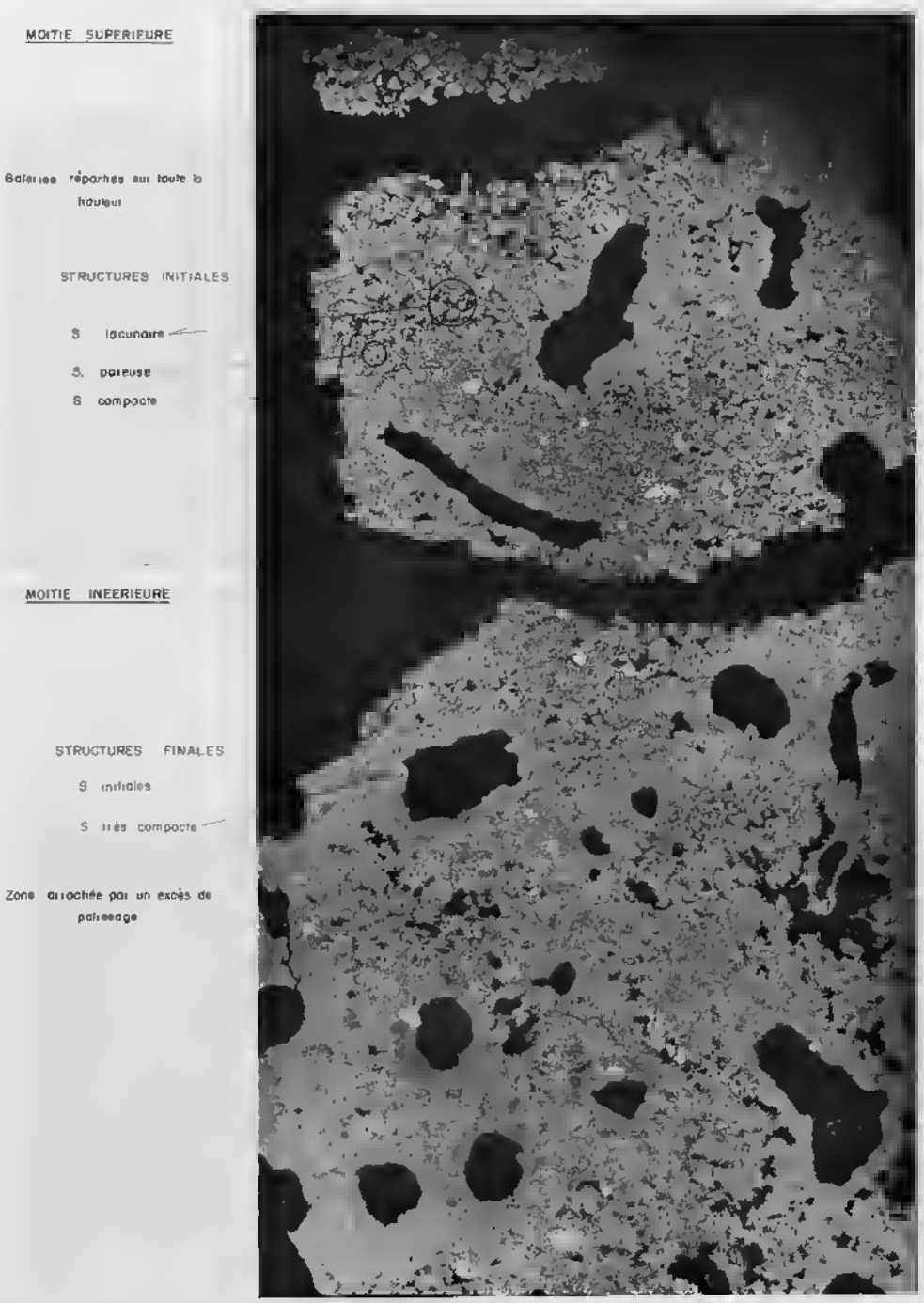
BIBL DU MUSEUM D'HIST.

Source : MNHN, Paris



7. Turricule de *L. terrestris* (agrégats grumeleux).

Source : MNHN, Paris



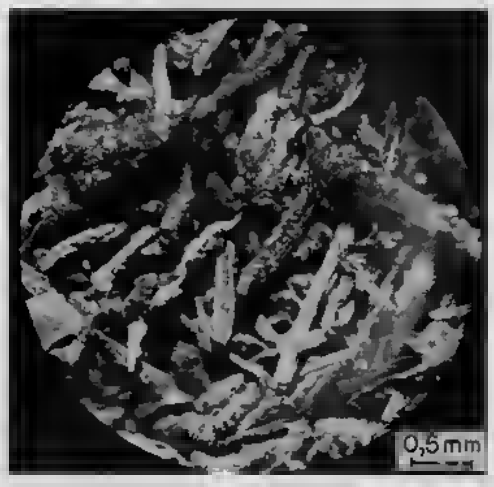
8. Elevage de *L. terrestris* après 18 jours, milieu sans matière organique : horizon B d'un sol de limon (1).
Lame mince d'une coupe longitudinale (14 cm × 6.5 cm × 10 µ) (2).
Galeries dans tout l'élevage.

(1) Chapitre VI (essai 101)
(2) Cliché Institut Cartographie du Sol (P.B.) comme 15 et 16,

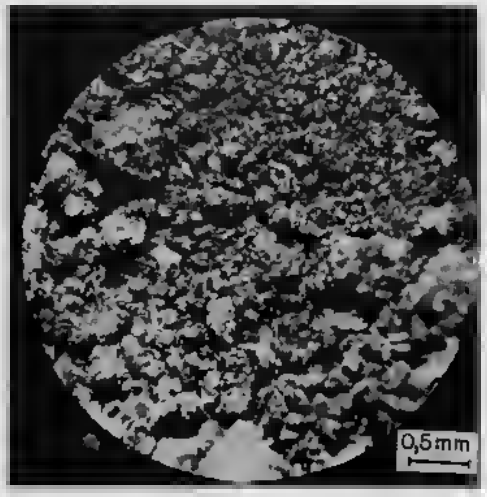
BIBL. DU MUSEUM D'HIST.

Source : MNHN, Paris

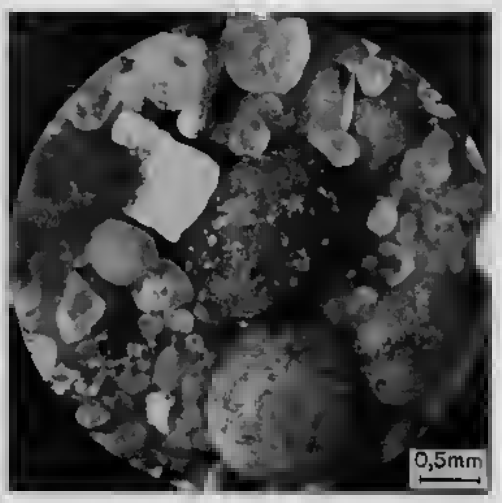
Fractionnement de la matière organique du sol (1).



9. Matière organique libre d < 1.75



10. Complexe argilo-humique 2 < d < 2,25.

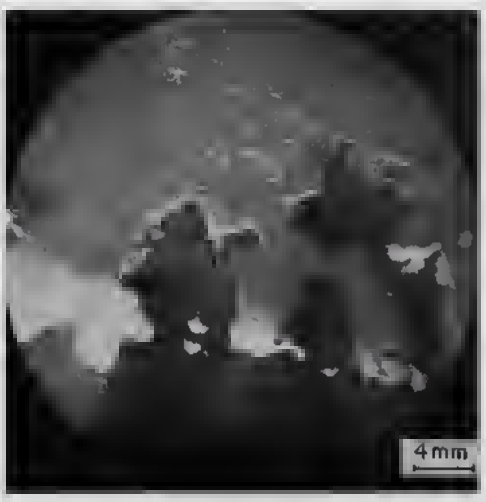


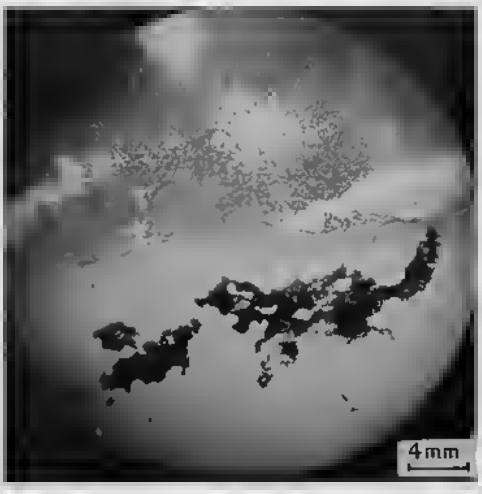
11. Matière minérale (quartz, feldsphath, calcaire...) d > 2,5.

(1) Technique fig. 19.

Source : MNHN, Paris

12. Elevage de *L. terrestris*. Conditions d'anaérobiose en présence de luzerne. Formation de « GLEY » (Chap. VII).

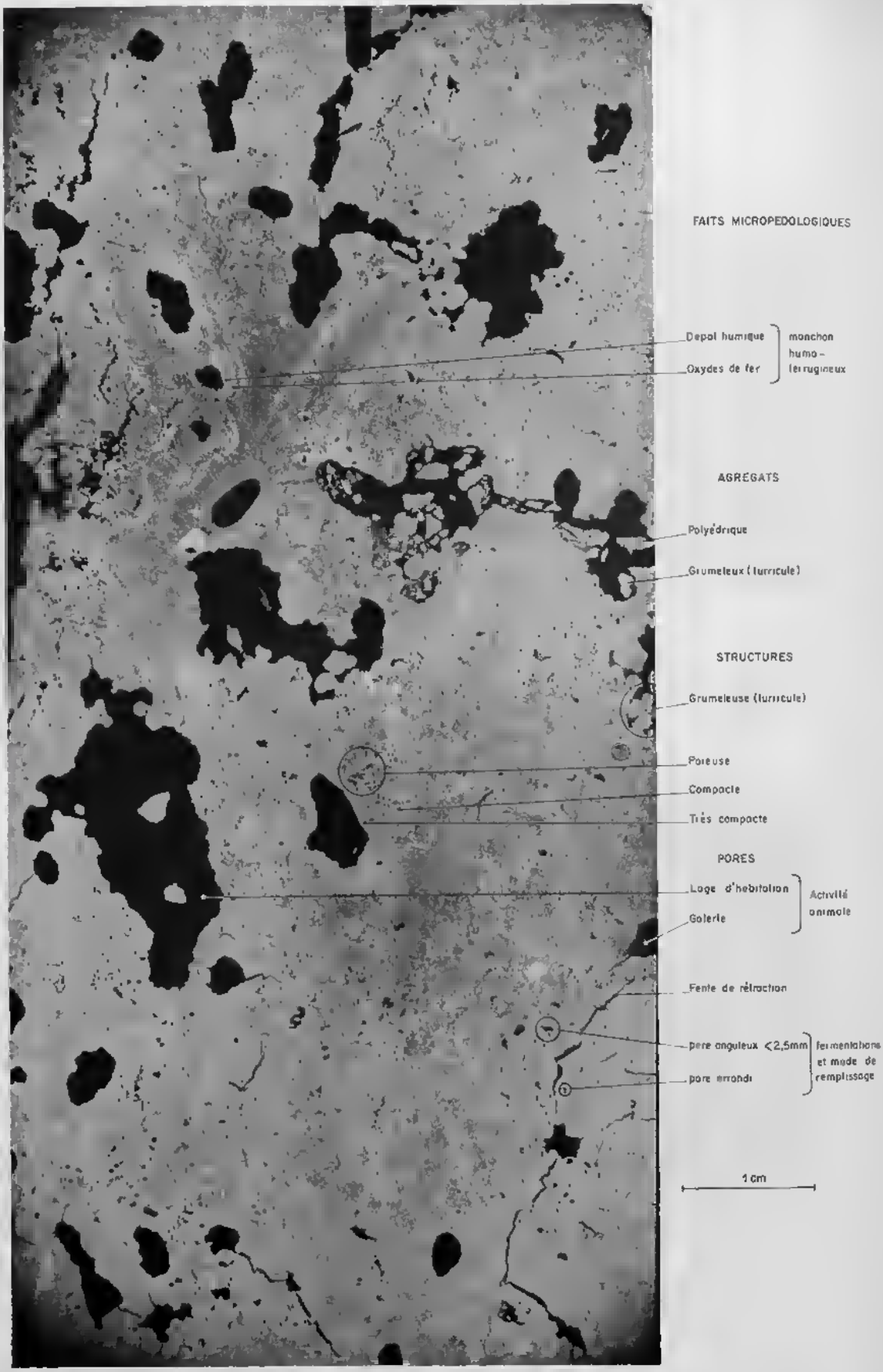




13. Turricule de *A. icterica* et surface d'un élevage.
14. Pulvérisation du turricule en 6 mois par le Collembole *Heteromurus nitidus*.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

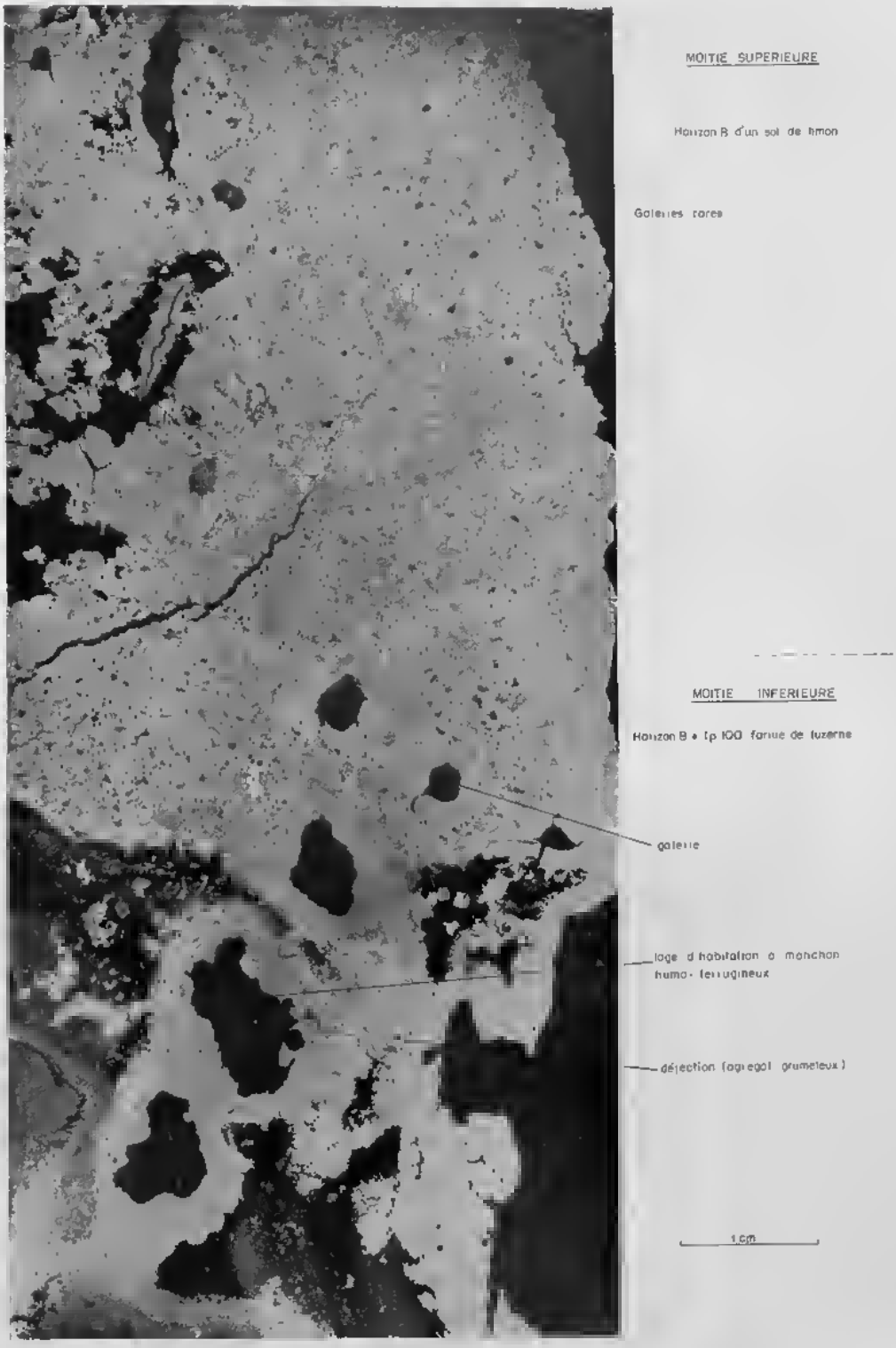
Source : MNHN, Paris



15. Elevage d'*A. icterica* après 18 mois, milieu avec luzerne (1 % sur toute la hauteur) (1).
Lame mince d'une coupe longitudinale (14 cm × 6,5 cm × 10 µ).
Galeries dans tout l'élevage.

(1) Chapitre VII (essai 55).
Voir phot. 16 à 18.

Source : MNHN, Paris



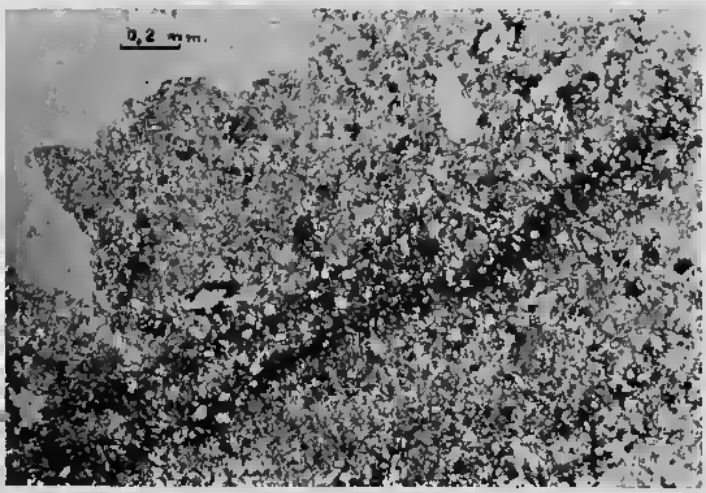
16. Elevage d'*A. icterica* après 18 mois, milieu avec 1 % luzerne dans la moitié inférieure. *Lame mince* d'une coupe longitudinale (14 cm × 6,5 cm × 10 µ). *Galeries dans la moitié inférieure.*

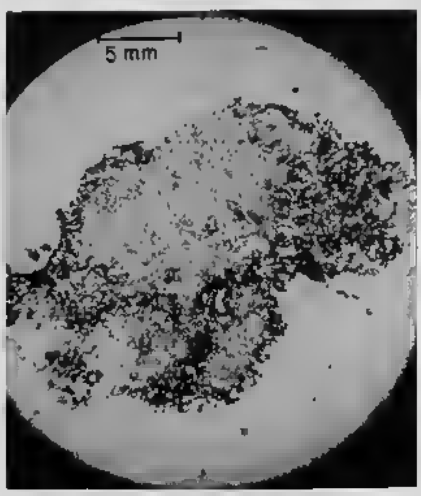
(1) Chapitre VII (essai 58). Voir phot. 15, 17, 18.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

17. Réseau de galeries à manchon ferrugineux. (cliché Fleckinger).



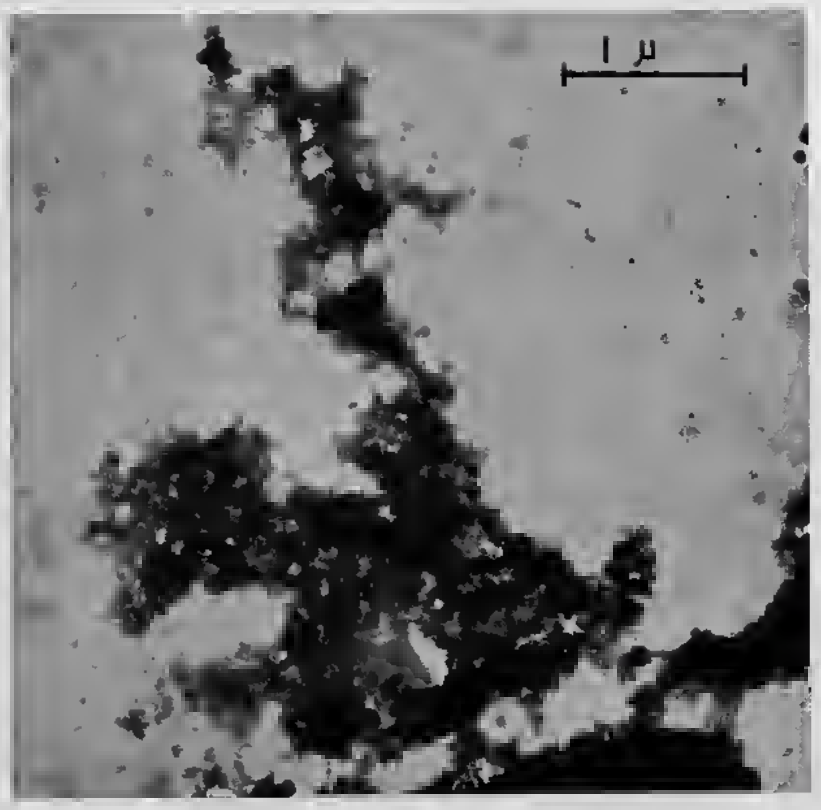


18. Détail du manchon. *Lame mince, lumière polarisée.* (voir fig. 48).

19. Concrétionnement par les oxydes de fer. *Lame mince, lumière polarisée.* (voir fig. 17 a, 50, 51).

Source : MNHN, Paris

20. Réseau de galeries à paroi calcaire et humifère (1) (cliché Fleckinger) (voir fig. 48).

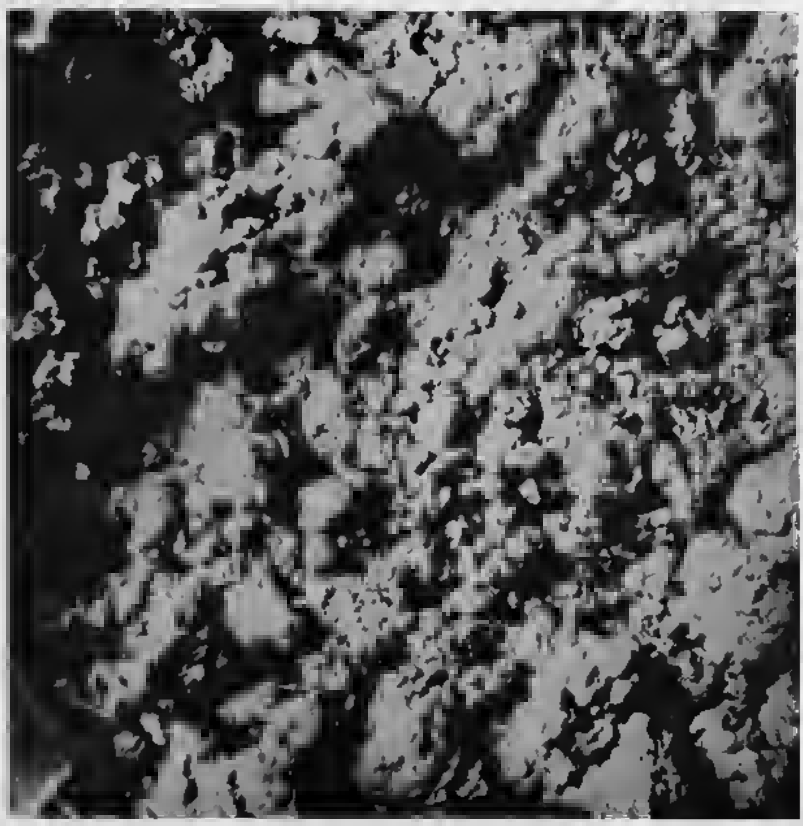


21. Acides humiques dans un turricule de *L. terrestris* au microscope électronique (2).

(1) Chap. VIII.
(2) Chap. VII.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

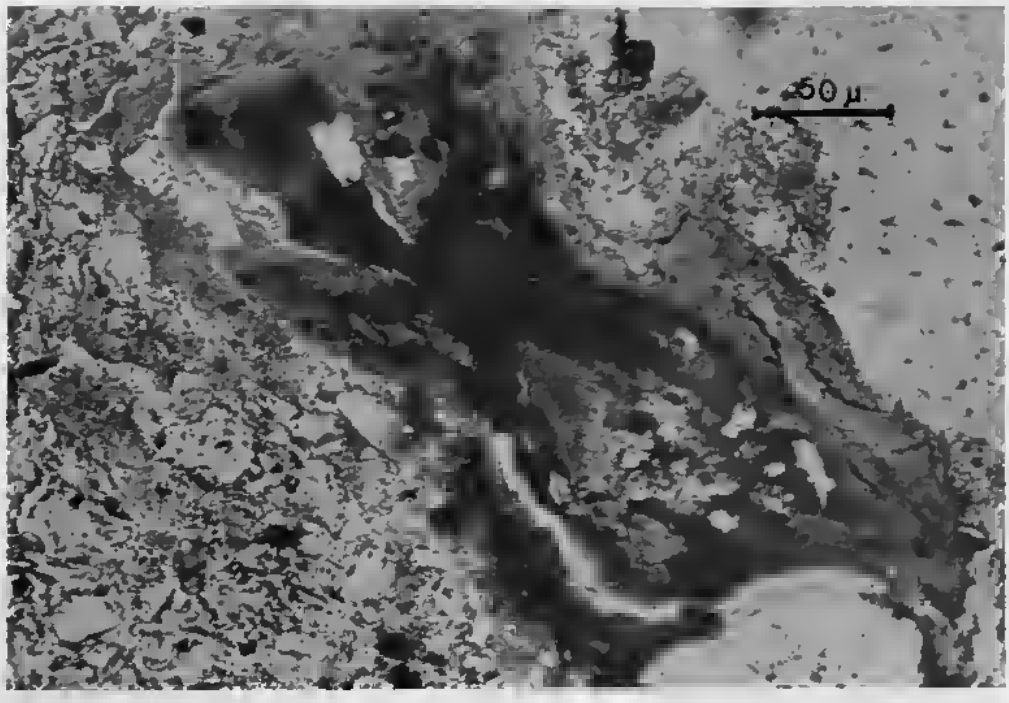


22. Incorporation complète des petites particules de paille (0,2 - 0,5 mm) dans les turricules de *L. terrestris* en 4 mois 1/2.

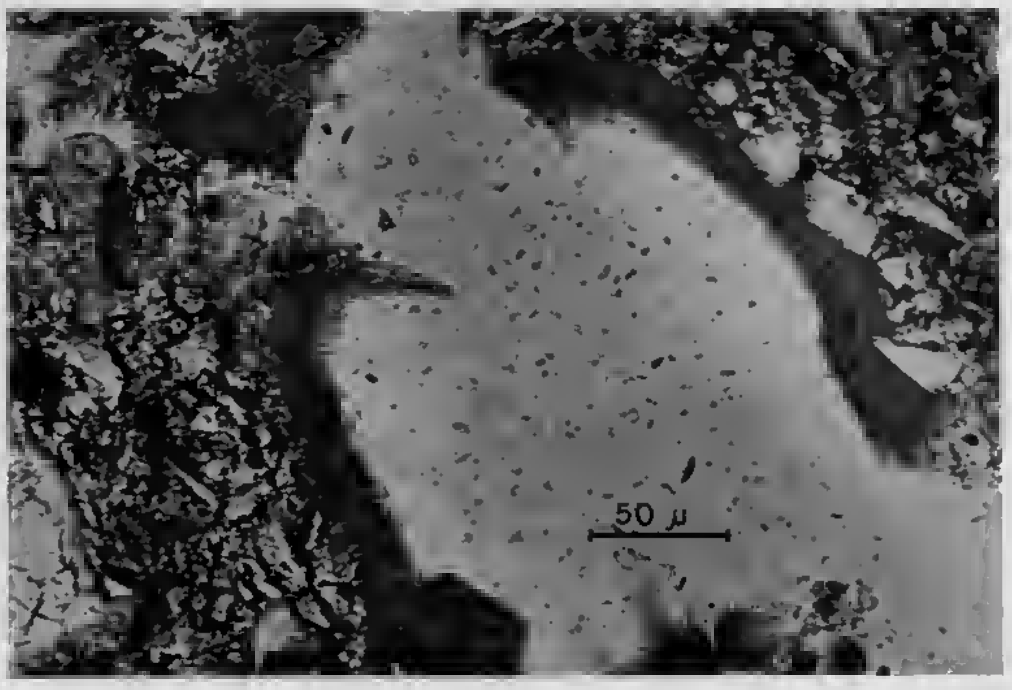
23. Enfouissement de grosses particules (2 - 5 mm) de paille par *L. terrestris* en 4 mois 1/2 (chap. IX).
— à gauche : milieu contenant 2 lombrics (essai 120), *paille brune (humifiée) enfouie;*
— à droite : témoin sans animaux (essai 119), *paille jaune (non humifiée) en surface.*

Source : MNHN, Paris

Photos 24 à 31. *Faits micropédologiques.* Observation sur la lame mince au microscope polarisant. (chap. VIII, C_2).



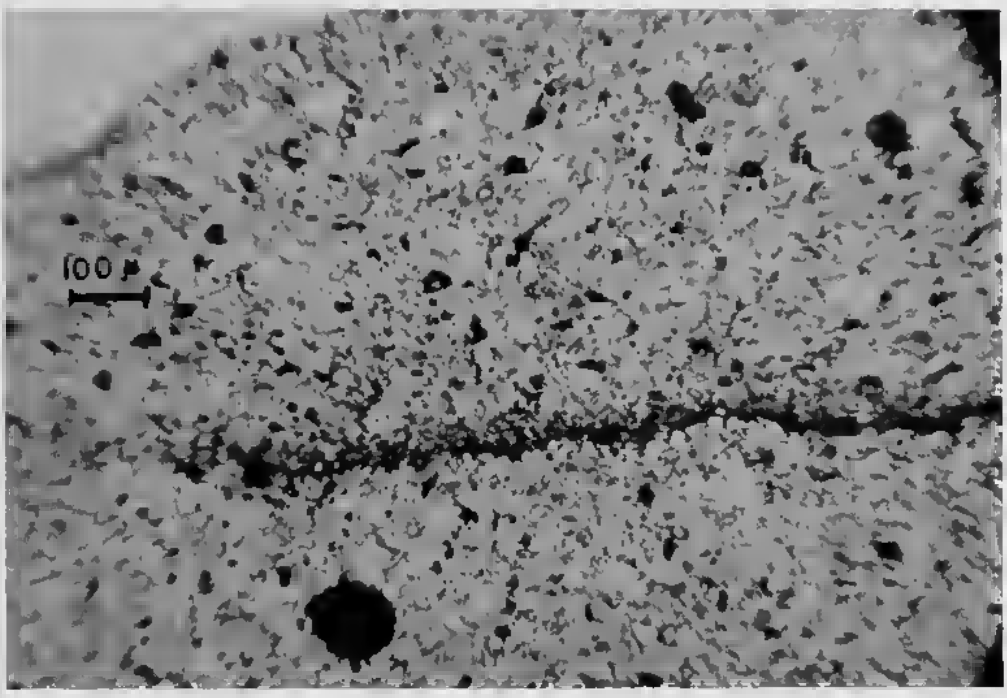
24. *Plage d'argile associée à des oxydes de fer et à de la matière organique décomposée* (corpuscules arrondis), (lumière naturelle).



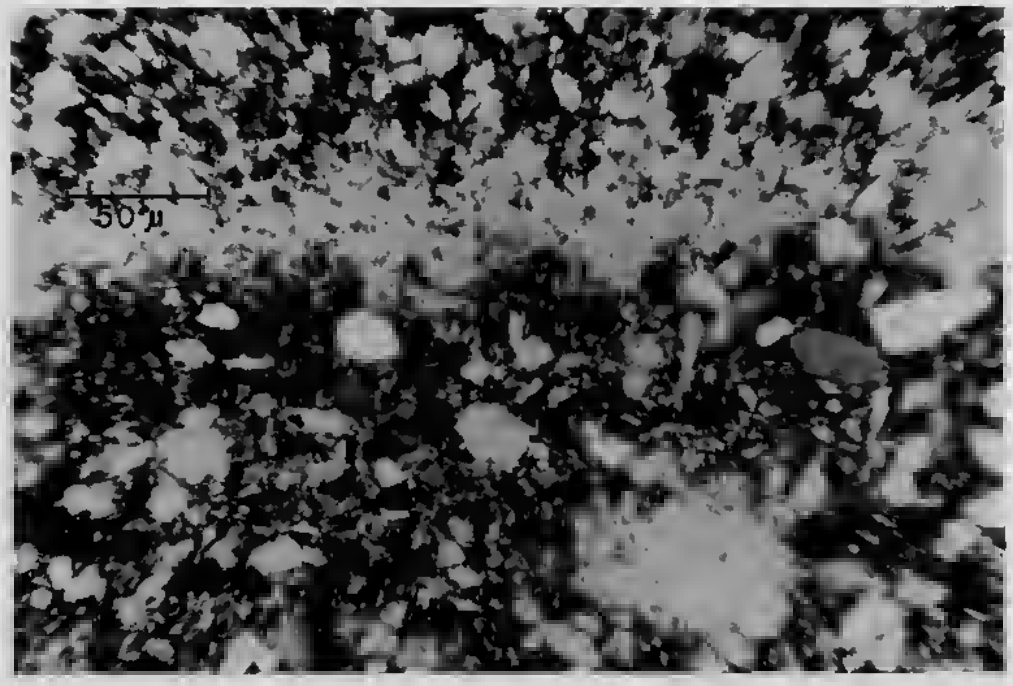
25. *Argile autour d'un pore* (lumière naturelle). (voir fig. 46).

BIBL. DU MUSEUM D'HIST.

Source : MNHN, Paris

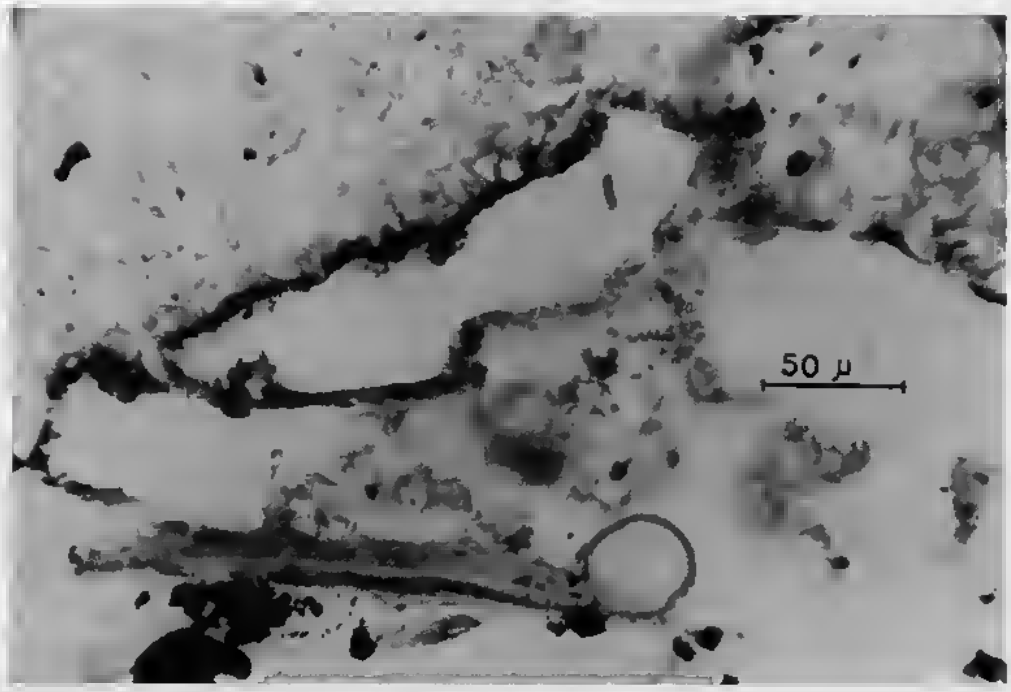


26. *Migration de la calcite* (lumière naturelle). (voir fig. 47).

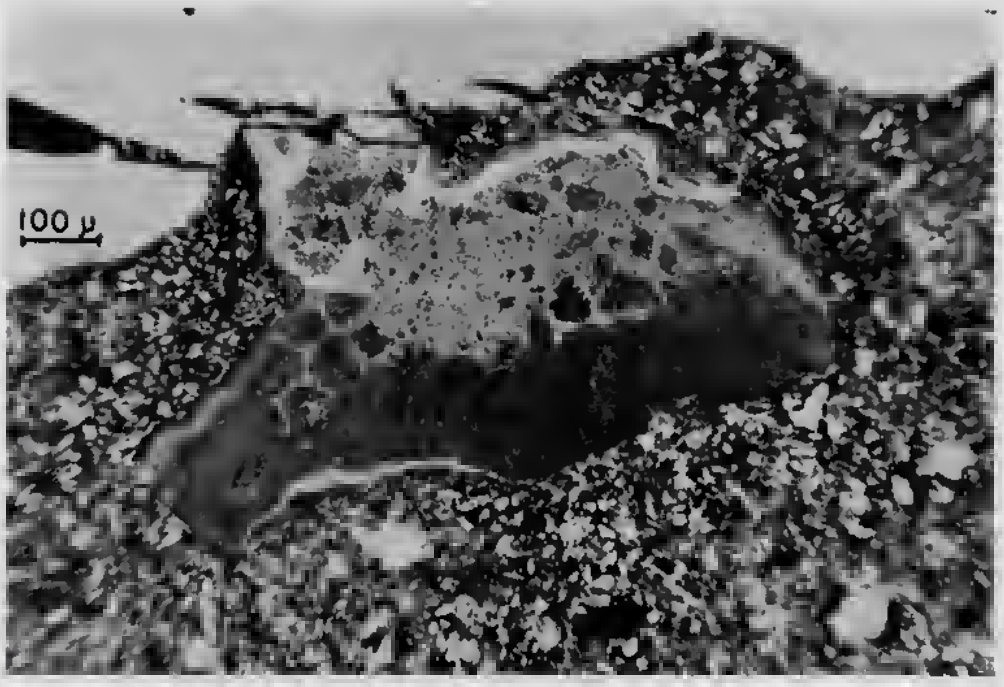


27. *Détail de la migration de la calcite* (lumière polarisée). (voir fig. 47 à 49).

Source : MNHN, Paris



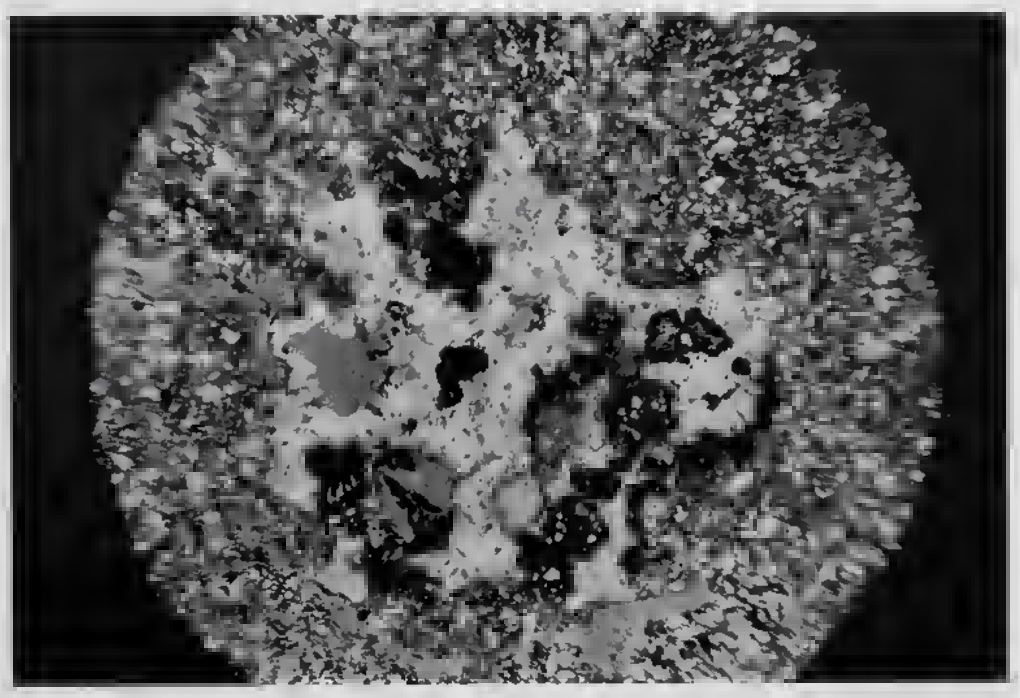
28. *Humification de la luzerne* (lumière naturelle). (voir fig. 45).



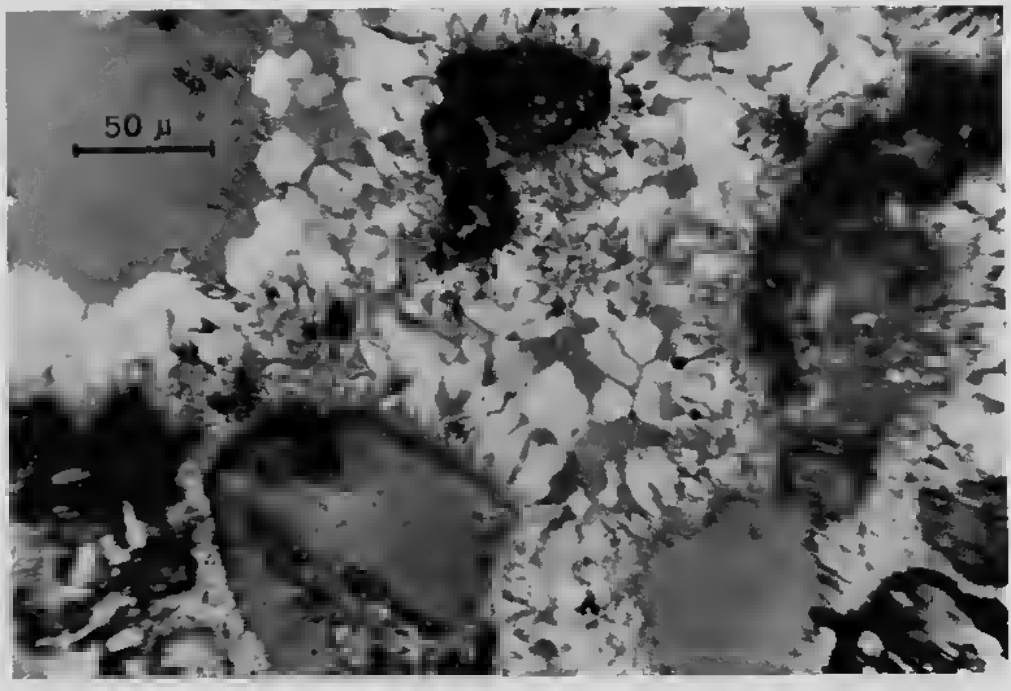
29. *Concrétion de calcédoine dans la paroi d'une galerie* (lumière naturelle).

BIBL. DU MUSEUM D'HIST.

Source : MNHN, Paris



30. ***Concrétion de calcédoine dans un pore*** (× 100) (lumière polarisée).
(voir phot. 31 et fig. 52-53).



31. ***Concrétion de calcédoine*** et dépôts d'oxydes de fer, détail (lumière polarisée).

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS 215

INTRODUCTION GÉNÉRALE 217

PREMIÈRE PARTIE : PROTOCOLE EXPERIMENTAL

INTRODUCTION 221

CHAPITRE I. — RÉALISATION D'UN SOL ARTIFICIEL.

A. — Principe de la méthode 222

B. — Dispositifs expérimentaux 222

1° *Tubes.*

2° *Cuves.*

C. — Facteurs pédologiques 225

1° *Type de terre* 225

a) Etude physique et chimique.

b) Préparation de la terre.

2° *Matière organique* 226

a) Luzerne.

b) Paille.

3° *Préparation du sol artificiel* 227

a) pH.

b) Densités et modes de remplissage.

c) Incorporation de la matière organique.

D. — Facteurs climatiques 228

1° *Humidité* 228

2° *Température* 232

3° *Eclairement* 232

E. — Facteur zoologique 232

1° *Récolte des Lombricides* 233

a) Méthodes mécaniques.

b) Méthode chimique.

c) Méthode électrique.

(a) *Principe.*

(b) *Caractéristiques de l'appareil.*

(c) *Fonctionnement.*

(d) *Action sur la faune du sol.*

(e) *Exemple de récolte de lombrics par le courant électrique.*

2° *Choix des espèces* 238

a) Tri.

b) Détermination.

F. — Facteur temps 240

G. — Comparaison avec le milieu naturel 240

1° *Facteurs du milieu.*

2° *Biocénose.*

3° *Action de la faune sur les débris végétaux et le sol.*

BIBLIOTHÈQUE DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

Source : MNHN, Paris

Chapitre II. — Dissection des microprofils artificiels.

A. — Extraction des lombrics 245
1° *Dispositif.*
2° *Fonctionnement.*

B. — Séchage, démoulage 245

C. — Séparation des diverses structures 246

Conclusion de la première partie 246

Deuxième partie : METHODES D'ETUDE DE LA MORPHOLOGIE

Introduction 247

Chapitre III. — Macromorphologie.

A. — Morphologie périphérique 248
1° *Mesure sur les parois.*
2° *Relevé des empreintes.*

B. — Morphologie interne 250
1° *Mesure sur sections transversales.*
2° *Comparaison avec la morphologie périphérique.*

C. — Morphologie superficielle 251
1° *Mesure des turricules.*
2° *Aspect de la surface.*

D. — Limites des méthodes 252

Chapitre IV. — Micromorphologie.

A. — Fabrication des lames minces de sol (15 cm × 8 cm × 10 μ) 253
1° *Plastification.*
2° *Sciage.*
3° *Polissage.*

B. — Concepts et définitions 254
1° *Assemblage élémentaire*
2° *Agrégats.*
3° *Structures.*

C. — Description de l'état initial des milieux d'élevage 257
1° *Matériaux.*
a) Squelette.
b) Ciment.
2° *Modes d'assemblage* 257
a) Assemblage élémentaire.
b) Structures primaire, secondaire, tertiaire.
3° *Faits micropédologiques.*

D. — Interprétation des lames minces 260
1° *Porosité.*
a) Principe.
b) Mise au point de la méthode.
2° *Microsondage électronique.*

E. — Comparaison des méthodes macromorphologiques 261

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE V. — MÉTHODES COMPLÉMENTAIRES.

A. — Etats des constituants minéraux 263

B. — Etat de la matière organique 263
1° *Fractionnement par densité.*
2° *Caractérisation des fractions : carbone et azote.*
3° *Acides humiques en microscopie électronique.*

C. — Stabilité structurale 266
1° *Principe.*
2° *Tamissage mécanique.*

CONCLUSION DE LA DEUXIÈME PARTIE 267

TROISIÈME PARTIE : MORPHOLOGIE EXPERIMENTALE

INTRODUCTION 269

VARIATION DES CONDITIONS BIOCHIMIQUES

CHAPITRE VI. — MILIEUX SANS MATIÈRE ORGANIQUE.

A. — Conditions générales des essais 271

B. — Physionomie des élevages 271

C. — Résultats de l'étude morphologique 272
1° *Evolution de la morphologie* 272
a) Horizon B pur.
b) Comparaison avec les milieux enrichis en luzerne et en paille.
2° *Etat micromorphologique* 275
a) Porosité.
b) Structures.

D. — Conclusions et comparaison avec le milieu naturel 278

CHAPITRE VII : MILIEUX AVEC LUZERNE.

A. — Conditions générales des essais 279

B. — Physionomie des élevages 279
1° *Morphologie périphérique.*
2° *Morphologie superficielle.*

C. — Résultats de l'étude morphologique 282
1° *Evolution de la morphologie.*
a) Morphologie périphérique 282
(a) *L. terrestris.*
(b) *A. icterica.*
(c) *Conclusions.*
b) Morphologie interne.
2° *Etat micromorphologique* 288
a) Porosité.
b) Structures.

D. — Propriétés agronomiques des structures : évolution de la luzerne 291
1° *Résultats.*
2° *Interprétation.*

E. — Comparaison avec le milieu naturel et conclusions 295

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VIII : MILIEUX AVEC LUZERNE ET CALCAIRE.

A. — Conditions générales des essais 297

B. — Physionomie des élevages 297

C. — Résultats de l'étude morphologique 304
1° *Evolution de la morphologie* 304
a) Morphologie périphérique.
(a) *L. terrestris.*
(b) *A. icterica.*
b) Morphologie superficielle.
2° *Etat micromorphologique* 306
a) Porosité.
b) Structures.
c) Faits micropédologiques.
(a) *Squelette.*
(b) *ciment.*
(c) *Cristallisations et concrétions.*
d) Association des structures et des faits micropédologiques.

D. — Propriétés agronomiques des structures : stabilité structurale 313
1° *Résultats.*
2° *Origine de la stabilisation de la structure* 317
a) Hypothèse microbiologique.
b) Hypothèses biochimiques.

E. — Comparaison avec le milieu naturel et conclusions 318

CHAPITRE IX : MILIEUX AVEC PAILLE DE BLÉ ET AZOTE.

A. — Conditions générale des essais 321

B. — Physionomie des élevages 321
1° *Morphologie périphérique.*
2° *Morphologie superficielle.*

C. — Résultats de l'étude morphologique 323
1° *Evolution de la morphologie* 323
a) Influence du milieu sur l'activité animale.
b) Influence de l'activité sur la morphologie du milieu.
2° *Etat micromorphologique* 326
a) Structures.
b) Faits micropédologiques.
c) Association des structures et des faits micropédologiques.

D. — Comparaison avec le milieu naturel et conclusions 327

VARIATION DES CONDITIONS PHYSICOCHIMIQUES

CHAPITRE X : MILIEUX A DIVERS pH.

A. — Conditions générales des essais 328

B. — Physionomie des élevages 330

C. — Résultats de l'étude morphologique 330
1° *Morphologie périphérique* 330
a) Elevages à pH homogènes.
b) Elevages à pH hétérogènes.
2° *Morphologie interne* 333
a) Elevages à pH homogènes.
b) Elevages à pH hétérogènes.

Source : MNHN, Paris

D. — Propriétés agronomiques des structures 336
1° *Teneurs en carbone entre les galeries.*
2° *Teneurs en carbone et en azote des parois des galeries.*

E. — Comparaison avec le milieu naturel et conclusions 338

Conclusion de la troisième partie 340

Conclusions générales 343

Résumé 346

Bibliographie 347

I.N. 7 564 014 6

BIBL. D' MUSÉUM D'HIST NATUR

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris